ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON ANODONTA CELLENSIS SCHRÖT.

(TEILDRUCK)

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT

VON

KARL HERBERS
AUS LANGENDREER i. WESTF.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

MIT 36 FIGUREN IM TEXT

MARBURG
1913

Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen am 12. Januar 1913.
Referent: Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. KORSCHELT.

Die vollständige Dissertation erscheint gleichzeitig in Band CVIII, Heft 1 der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«.

MEINEN LIEBEN ELTERN

IN DANKBARER VEREHRUNG GEWIDMET

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556030_0107

Inhalt.

Seite

Einleitung 6
Geschichtlicher Überblick 7
Material und Methode 12
I. Biologie der embryonalen Periode 13
II. Die Embryonalentwicklung 17
1. Furchung und Mesodermbildung 18
2. Gastrula und Schalendrüse 23
3. Ausbildung der jungen Larve 25
4. Übergang zum Glochidium 32
III. Biologie der parasitären Periode 39
IV. Biologie der jungen Muscheln 47
V. Die Umwandlung des Glochidiums in die ausgebildete Muschel . . . 53
1. Die Entwicklung zur Zeit des parasitischen Lebens 54
2. Die Weiterentwicklung nach Beginn des freien Lebens 61
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 66
Literaturverzeichnis 69
Erklärung der Abkürzungen 75

Zur Beachtung: Die gleichzeitig in Bd. CVIII, Heft 1 der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erscheinende vollständige Dissertation enthält auf weiteren 102 Seiten, versehen mit den Textfiguren 37—104 ein VI. Kapitel, das in 11 Einzeldarstellungen die Organbildung behandelt. Auf dieses Kapitel beziehen sich auch die über den Umfang des vorliegenden Teildruckes hinausgehenden Figuren- und Seitenverweise im nachfolgenden Text.

Die zum Schluß gegebene kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse, das Literaturverzeichnis und die Erklärung der Abkürzungen berücksichtigen die gesamte Arbeit.

Die nachstehende Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der *Anodonta cellensis* ist im Zusammenhang mit einer Reihe von Untersuchungen entstanden, die im hiesigen Institut über die Morphologie und Histologie dieser unserer größten Süßwassermuschel angestellt wurden. Sie hatte infolgedessen als Ziel eine zusammenfassende Darstellung der Gesamtentwicklung dieser Form im Auge, was um so mehr gerechtfertigt schien, als seit SCHIERHOLZ (1888) kein solcher Versuch mehr gemacht worden ist, während unsre Kenntnis über die Entwicklung der Unioniden durch Einzeluntersuchungen seitdem bedeutend gefördert wurde.

FRANK R. LILLIE behandelte in seiner 1895 erschienenen Arbeit über die »Embryologie of the Unionidae, a study in cell-lineage« (Nr. 43), in eingehenster Weise die Embryonalentwicklung, während W. HARMS durch mehrere Untersuchungen (Nr. 21—25) die postembryonale Periode aufklärte. Letzterer verfolgte insonderheit die Anlage und den frühen Ausbau der Organe der parasitierenden Larven, so vor allem die Entstehung von Niere, Herz und Pericard. In Ermanglung der passenden postparasitären Stadien blieb jedoch die Anlage der Geschlechtsorgane, der äußeren Kieme, der Hautsinnesorgane bisher noch in Dunkel gehüllt. Es erschien daher wünschenswert — wenn auch zu Anfang wenig aussichtsreich — durch Zucht und Suchen im Freien neue postparasitäre Stadien zu erlangen und auf diese Verhältnisse hin zu untersuchen.

Aus solchen Erwägungen heraus ist diese Arbeit in ihrer vorliegenden Form entstanden. Die Embryonalentwicklung wurde größtenteils in Anlehnung an die oben erwähnte Arbeit LILLIES wiedergegeben, da es dem Verfasser aus besonderen Gründen vorerst nicht möglich war das bereits gesammelte Material über die Embryonalentwicklung einer eigenen gründlichen Untersuchung zu unterziehen, wenn auch bereits Beobachtungen darüber von ihm angestellt waren. Die Untersuchungen betreffen daher insbesondere das Glochidium, sie sollen eine möglichst anschauliche Darstellung der parasitären Periode geben, und wollen die Kenntnis der postparasitären Entwicklung der Najaden nach Möglichkeit zu fördern suchen.

Die an drei Stellen eingeschobenen Abschnitte biologischen Inhalts machen keinen Anspruch, eine erschöpfende Darstellung der Biologie der drei entsprechenden Perioden der Entwicklungsgeschichte zu sein. Sie wollen vielmehr im Interesse einer geordneten Übersicht das bisher Bekannte zusammenfassen und dabei die im Laufe der eigenen Untersuchung gemachten Beobachtungen verwerten.

Geschichtlicher Überblick.

Der Weg, den die Erforschung der Najadenentwicklung genommen hat, ist kein gerader gewesen. Er ist vielmehr, wie die nachfolgenden Zeilen lehren werden, immer wieder durch irrtümliche Beobachtung und Auffassung aufgehalten und abgelenkt worden.

Schon verhältnismäßig früh setzt die Forschung über diesen Gegenstand ein. Wenn auch die Ergebnisse der älteren Arbeiten heute nur noch geschichtlichen Wert besitzen, so soll doch der Vollständigkeit der Übersicht halber hier kurz darauf eingegangen sein.

Leuwenhook war wohl der erste, der die Najadenembryonen genauer betrachtete. 1695 entdeckte er das rotierende Stadium. Mery fand nach ihm die äußeren Kiemen der *Anodonta* zu gewissen Zeiten voll von Embryonen, das führte ihn 1710 zur Annahme, daß er in den äußeren Kiemen die Ovarien, in den inneren die Samenblasen der Muschel vor sich habe. Diese Meinung widerlegte erst Poli, als er 1791—95 die Geschlechtsorgane im Fuß der Lamellibranchier beschrieb. Eine vollständige Verwirrung, die alle bisherigen Anschauungen in Frage stellte, führten Rathke (1797) und Jacobsen (1828) herbei, als sie die Embryonen in den Kiemen für Parasiten erklärten. Rathke nannte die kleinen Larven »*Glochidium parasiticum*«. Schon 1825 machte Pfeiffer zu gunsten der alten Auffassung darauf aufmerksam, daß den Wirbeln der jungen Muscheln die Glochidiumschale aufsäße. 1828 trat auch Blainville in einem Gutachten der Pariser Akademie Rathke und Jacobsen entgegen. Als dann C. E. v. Baer, der nie an der wahren Natur der Eier gezweifelt hatte, 1830 aufs genaueste den Weg entdeckte, den die Embryonen bei ihrer Wanderung vom Ovarium bis in die Kiemen nehmen, war die Parasitentheorie für immer abgetan. Unabhängig von v. Baer gab 1832 auch Carus auf Grund äußerst sorgfältiger Beobachtungen eine Widerlegung der Theorie Rathkes. Er entdeckte aufs neue die Rotation der Embryonen und verfolgte an den orangeroten Eiern von *Unio littoralis* ebenfalls den Weg, den die Eier nehmen.

Die Folgezeit ist gekennzeichnet durch ein eingehenderes Studium der Furchungsstadien, vor allem der Glochidiumlarve.

Quatrefages (1835—36) ging allerdings allzukühn vor, als er »seitliche Mägen, Darmschlingen, eine Leber, sogar eine Nabelschnur« an der Larve zu finden glaubte, wobei er wahrscheinlich die seitlichen Gruben und den Larvenfaden im Auge hatte. Diese Irrtümer deckte 1848

Leuckart auf, beging aber den verhängnisvollen neuen, die Region der seitlichen Gruben als den vorderen Pol zu bezeichnen. Er versuchte auch zum erstenmal die Najadenembryonen mit denen andrer Mollusken zu vergleichen, ging dabei aber weit über die Wirklichkeit hinaus, wenn er behauptete, daß bei den Najaden die Übereinstimmung zwischen Larve und ausgewachsenem Tier größer sei als bei den marinen Lamellibranchiern. Darauf machte O. Schmidt 1856 in einer kleinen Abhandlung aufmerksam; gleichzeitig schilderte er eine Reihe späterer Stadien, verfiel aber auch in den Fehler, das Hinterende der Larve für das vordere zu halten.

Bis zu diesem Zeitpunkte hatte kein Forscher je eine Weiterentwicklung des Glochidiums feststellen können. Sein Schicksal war in vollständiges Dunkel gehüllt, allen Zuchtversuchen widersetzte es sich durch baldiges Absterben. Da fand Leydig 1866 an den Fischen des Maines die parasitierenden Larven. Forel bestätigte 1868 diese Entdeckung und bezeichnete genauer die Zeit, in der die Cysten an den Fischen zu finden waren. Damit war ein neuer Wegweiser für das Studium der postembryonalen Unionidenentwicklung gegeben. Forel selbst leugnete aber infolge unvollständiger Beobachtungen die Weiterentwicklung der Larven während des parasitischen Lebens. Es soll hingegen nicht unerwähnt bleiben, daß er zum erstenmal das Glochidium richtig orientierte und die Windungen des Larvenfadens um den larvalen Adduktor erkannte.

Eigentümlicherweise ruhte in der Forschung im nächsten Jahrzehnt das Problem der weiteren Najadenentwicklung vollständig. Das hat wahrscheinlich darin seine Ursache, daß gerade zu jener Zeit die Lehre von den Keimblättern die Aufmerksamkeit der Embryologen auf sich lenkte. So ist es auch zu verstehen, daß die Jahre 1875, 1876 zwei neue Arbeiten über die frühe Entwicklung von *Anodonta*, bzw. *Unio* von diesem Gesichtspunkt geleitet brachten. W. Flemming untersuchte auf das genaueste das reife Eierstocksei und das Verhalten der Kerne bei der Befruchtung und Furchung. Wir verdanken ihm ferner eine eingehende Beschreibung der Einstülpung der Ventralplatte und der Ausbildung des embryonalen Mantels. Weniger glücklich war er in der Anwendung der Keimblätterlehre. Die Entodermbildung hat er nicht beschrieben. Bei der Orientierung der Embryonen folgte er, ohne Rücksicht auf die Befunde Forels der alten Anschauung Leuckarts. In eben diesen Fehler verfiel auch Rabl in seiner »Entwicklungsgeschichte der Malermuschel«. Rabl glaubte ferner das Gastrulastadium der Unioniden und damit die Entstehung des Entoderms

aufgefunden zu haben. In Wirklichkeit hatte er sich, durch das Objekt getäuscht, dazu verleiten lassen, die schon von FLEMMING in ihrer wahren Bedeutung erkannte Schalendrüse der Embryonen als Urdarm anzusprechen. Er erkannte zwar richtig die Ableitung des Mesoderms aus zwei Urmesodermzellen, ging aber fehl, wenn er diese sich aus den hohen Cylinderzellen seines »Entoderms« entstanden dachte.

Der erste Irrtum wurde zwei Jahre später in einer vorläufigen Untersuchung von C. SCHIERHOLZ endgültig richtiggestellt. SCHIERHOLZ war auf Grund einer Untersuchung der parasitierenden Periode, in der er den Ursprung der Kiemen aus den seitlichen Gruben, das Vorrücken von Fußwulst und Mundschild beobachtete, zu einer richtigen Orientierung des Glochidiums gelangt. Der zweite wurde zuerst von BALFOUR erkannt, wenn er 1880 in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. 1, S. 258 (Nr. 1) in einer längeren Auseinandersetzung mit RABLS Befunden über die Lage des Blastoporus schreibt: ».... Der Blastoporus hätte somit eine dorsale Lage. Er nimmt aber in der Tat die sonst der Schalendrüse zukommende Stelle ein und gleicht auch diesem Organ außerordentlich«. Erst 1891 wurde von GOETTE, der augenscheinlich BALFOURS Vermutungen nicht gekannt hat, die wirkliche Anlage des Entoderms beschrieben. 1895 hat schließlich LILLIE in seiner ausführlichen Arbeit die Bildung des Mesoderms aus Urmesodermzellen entwickelt.

Inzwischen hatte seit 1878 eine eifrige Erforschung der parasitären Periode eingesetzt. Neben der oben erwähnten ersten Arbeit von SCHIERHOLZ erschienen kurz hintereinander mehrere Mitteilungen von BRAUN (Nr. 4—7). Er nahm als erster künstliche Infektionen der Fische mit Glochidien vor, erhielt nach 70 Tagen freilebende Najaden und vermochte sie noch 14 Tage lebend zu erhalten. Sein Schüler, F. SCHMIDT, gelangte 1885 in einer Arbeit (Nr. 53) weit über die mehr grob orientierenden Beobachtungen von SCHIERHOLZ und BRAUN hinaus. Ausgehend von einem genauen Studium des Glochidiums fand er die Anlage von Vorderdarm, Magen, Leber, Ganglien und Statocyste; auch entdeckte er die Zellgruppen, aus denen die Nierenbläschen hervorgehen, dachte sie sich aber aus dem Mesoderm entstanden. Seine Najaden lebten noch vier Wochen nach dem Freiwerden. Darauf veröffentlichte SCHIERHOLZ 1888 seine Hauptarbeit (Nr. 51), in der die gesamte Entwicklung von *Anodonta* und *Unio* behandelt wird. Er kam zwar in seinen Ergebnissen wenig über das bisher Bekannte hinaus, hat aber das Verdienst, eine Fülle von biologisch wertvollen

Daten gegeben zu haben. Es sei an dieser Stelle auch auf eine Arbeit verwiesen, die J. Hazay schon 1881 (Nr. 26) veröffentlichte, die meines Wissens bisher nie in diesem Zusammenhang berücksichtigt wurde. Mit großer Sorgfalt hat er jahrelange Beobachtungen über alle biologischen Fragen, die mit der postembryonalen Entwicklung der Unioniden zusammenhängen, gesammelt, sich insbesondere der Frage nach den Jugendformen und dem Wachstum der kleinen Muscheln gewidmet.

1891 erschienen zwei kleinere Arbeiten von Latter und von v. Ihering. Erstere betrifft Mitteilungen biologischen Inhalts über die Wanderung der Eier und ihren Aufenthalt in den Kiemen, über das Verhalten der Glochidien den Fischen gegenüber.

In letzterer befaßt sich Ihering mit der Entwicklung der südamerikanischen Unioniden und Muteliden. Für die Glochidien der Unioniden findet er Abweichungen vom Bau der europäischen, für die Muteliden beschreibt er als selbständige Larvenform die Lasidiumlarve. In der Zeit von 1895—1904 veröffentlichte Faussek eine Reihe von Untersuchungen, die dem Vorgang der Cystenbildung, der Ernährung der Larve während der parasitischen Periode und den mannigfachen pathologischen Vorgängen, denen das Glochidium unterliegen kann, gewidmet sind. 1895 erschien auch die bereits eingangs erwähnte Studie Lillies über die Embryonalentwicklung der Unioniden. Nach dem Vorbild von Conklin und Wilson für *Crepidula* und *Nereis* führte er für *Unio* bis zur Gastrula die »Cell lineage« durch. Er verfolgte auch die weitere Entwicklung bis zum Glochidium und beschreibt die frühesten Organanlagen. Hier setzte Harms (1907—09) in seinen Arbeiten über die postembryonale Entwicklung der Unioniden ein. Besonders bemerkenswert ist sein, von Lillies Ergebnissen abweichendes Resultat über die Ableitung der gemeinsamen Anlage von Niere, Herz und Pericard. Während Lillie sich diese aus dem Mesoderm entstanden denkt, leitet Harms sie aus dem Ektoderm ab. Im übrigen verdanken wir Harms eine, zumal mit den Mitteln der modernen Technik bis ins einzelne gehende Darstellung der parasitären und frühen postparasitären Entwicklungsvorgänge, die insbesondre in den Kapiteln Niere, Herz und Pericard weit über das bisher Bekannte hinausgeht. Harms hat auch zum erstenmal die postembryonale Entwicklung von *Unio* vollständig, die von *Margaritana margaritifera* teilweise verfolgt. Der hierdurch ermöglichte Vergleich der Formen ergab im wesentlichen eine Übereinstimmung, die nur bei der Ausbildung von Herz und Pericard bedeutend lockerer wird. Es bleibe schließlich nicht un-

erwähnt, daß durch Harms auch unsre Kenntnis von der Biologie der parasitierenden Larve und der Najade bedeutend bereichert wurde. An der Hand bestimmter Daten machte er auf den Einfluß der Temperatur auf die Dauer des Parasitismus aufmerksam, verfolgte aufs neue die Ernährung und Pathologie des parasitierenden Glochidiums und prüfte in eingehender Weise die Bedingungen, die zu einer erfolgreichen Zucht der Najaden notwendig sind.

Inzwischen hatte Voinea 1903 eine besondere Arbeit über die Kiemenentwicklung der Najaden veröffentlicht. Wie schon Wasserloos 1911 nachgewiesen hat, irrte Voinea, wenn er die innere Kieme nach dem Faltentypus sich entstanden dachte. Für die äußere Kieme war bisher aus Mangel an passenden Stadien nichts Genaueres über die Entstehung auszusagen. Aber auch diese entsteht nicht, wie Voinea annahm, nach dem Falten-, sondern nach einem, allerdings modifizierten Papillentypus.

In neuester Zeit (1908—12) ist schließlich eine ausgedehnte Literatur nordamerikanischer Forscher über die Entwicklung der Najaden erwachsen. Unter der Leitung der Professoren Lefevre und Curtis an der »University of Missouri« ist man dort mit einem großen Stab von Mitarbeitern der Aufgabe nahe getreten, wissenschaftlich die Möglichkeit und die Bedingungen einer künstlichen Aufzucht, der für die Perlen und Perlmutterindustrie so wichtigen Unionen zu erforschen. Ohne hier im einzelnen auf die Veröffentlichungen einzugehen (man vergleiche das Literaturverzeichnis am Schluß dieser Arbeit) sei auf die jüngste, alle bisherigen Ergebnisse zusammenfassende Publikation von Lefevre und Curtis verwiesen, betitelt: »Studies on the reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels« (Nr. 39).

Alles Bekannte, was auf irgend eine Weise mit diesem Thema in Beziehung steht, ist hier aufs sorgfältigste gesammelt. Daneben findet sich eine zum Teil durch gute Abbildung veranschaulichte Fülle neuer Beobachtungen über den Aufenthalt der Eier in den Kiemen der Muttertiere, über den Bau der Bruttaschen, über den Bau und das Verhalten der Glochidien vor und während der parasitischen Periode, die Lebensweise und Lebensbedingungen der jungen Muscheln. Von besonderem Interesse für die vergleichende Entwicklungsgeschichte sind die Beobachtungen über 17 Formen von Glochidien, die drei verschiedenen Typen, dem hakentragenden, dem hakenlosen und dem beilförmigen angehören. Der Parasitismus war ganz verschieden stark ausgebildet, bei einer Species *Strophytus Rafinesque* mit beilförmigen Glochidium konstatierten Lefevre und Curtis den bisher einzigartig dastehenden

Fall einer Metamorphose ohne Parasitismus. Daß im übrigen die zitierte Abhandlung erfüllt ist von Berichten über praktische Versuche aller Art, ja solchen in großem Maßstab, sei noch besonders hervorgehoben.

Material und Methode.

Zur Untersuchung wurden fast ausschließlich Embryonen, Larven und junge Muscheln von *Anodonta* herangezogen. Drei Fundstätten in der Nähe Marburgs lieferten Muttertiere der *spec. cellensis* und *piscinalis*. Für die künstlichen Infektionen, die nach den Angaben der früheren Untersucher in flachen Glasschalen ausgeführt wurden, dienten Glochidien von *Anodonta cellensis*. Die embryonalen Stadien, sowie die im Freien gesuchten jungen Muscheln gehörten der *spec. piscinalis* an.

Zur Zucht der parasitierenden Stadien wurden kleine 3—5 cm lange Fischchen benutzt. Die Larven hefteten sich meist an den Flossen, weniger an den Kiemen an. Die Präparation der Larven für Totalpräparate, die anfangs große Schwierigkeiten bereitete, wurde schließlich in einer schon bei Schierholz angedeuteten Weise vorgenommen. Nachdem die Fischchen in halbgesättigtem Chloroformwasser getötet und darauf kurze Zeit in reinem Wasser gelassen worden waren, ließ sich meist die Epidermis der Flossen mit den anhaftenden Larven leicht abstreifen. Nur in seltenen Fällen fielen die Larven frei aus ihren Cysten heraus, meist wurden sie mit Hilfe einer starken Lupe und feiner messerartig zugeschärfter Nadeln von den anheftenden Epidermisfetzen befreit. So isoliert, wurden sie darauf mit einer heißen Lösung von Sublimat-Eisessig konserviert und zum Teil zum Zweck einer genauen Orientierung nach der Nelkenölkollodiummethode auf kleinen Glasplättchen eingebettet (Näheres über diese Methode vgl. bei Wasserloos, Nr. 109, S. 184ff.). Heißer Sublimat-Eisessig mit einer Einwirkungsdauer von etwa 10 Minuten gab nach vielen andern Versuchen die besten Resultate, oft auch dann noch, wenn die Larven die Schalen dicht geschlossen hielten und somit ein rasches Eindringen der Konservierungsflüssigkeit verhinderten. Diese Gefahr war auch bei den Najaden und den im Freien gefundenen Muscheln besonders groß. Nach wenigen Versuchen gab ich es auf, durch schwache Lösungen von Cocain oder Chloralhydrat vor der Konservierung eine Lähmung der kleinen Objekte herbeizuführen, die das vorzeitige Schließen der Schalen und die heftigen Kontraktionen verhindern sollte. Die Schalen wurden trotzdem zumeist so schnell geschlossen, daß auch die Narkotika nur langsam eindringen konnten und dann durch Maceration mehr ver-

darben als nützten. Daher habe ich bei der Kostbarkeit des Materials später nur folgende Methode angewandt. Die Najaden wurden mit einer geringen Menge Wasser in ein ganz sauberes Uhrschälchen gebracht und unter dem Binokular beobachtet. Sowie die Tierchen die Schale öffneten und den Fuß vorstreckten, wurden sie plötzlich mit bereitgehaltener heißer Konservierungsflüssigkeit getötet. So gelang es mit einiger Geduld, den größten Teil in brauchbarem Zustand zu konservieren.

Die älteren 1—3 cm langen Muscheln, die mit Rücksicht auf das Zustandekommen der Darmschlingen untersucht wurden, legte ich zunächst eine halbe Stunde in 1% Chloralhydratlösung. Nachdem dann mittels einer Pinzette der hintere Schloßrand der Schale entfernt war, wurde vom Enddarm aus kalte Injektionsmasse eingeführt. Nach dem Festwerden der Masse ließ ich das umgebende Gewebe in $^1/_2$% Kalilauge abmacerieren und erhielt so einen getreuen Ausguß des Darmes.

Die Färbung der Schnitte erfolgte meist mit Heidenhainschen Eisenhämatoxylin, bei größeren Objekten auch mit Hämatoxylin nach Delafield oder einer der gebräuchlichen Doppelfärbungen.

Über die Einzelheiten in der Beschaffung und Aufzucht des Materials soll Näheres in den betreffenden biologischen Kapiteln mitgeteilt werden.

I. Biologie der embryonalen Periode.

Es kann im Rahmen dieser Arbeit nicht meine Aufgabe sein, näher auf die äußerst interessanten Fragen nach dem Weg, den die Eier vom Ovarium bis in die äußere Kieme nehmen, nach dem Ort der Befruchtung einzugehen. Letzteres Problem muß heute noch als ungelöst betrachtet werden, während ersteres schon von C. E. v. Baer eine geschickte Lösung fand. Die embryonale Periode reicht vom Augenblick der Befruchtung bis zum Ende des Furchungsprozesses, dessen Resultat das Glochidium ist. Den größten Teil dieser Zeit verlebt der Embryo in der äußeren Kieme des Muttertieres, erst kurz vor der parasitischen Periode verläßt er diesen schützenden Aufenthalt. Den Zeitpunkt des Übertrittes der reifen Eier in die Kiemen bezeichnet man in der Literatur als Brunstzeit, während für die Dauer der Furchung der Name Brutzeit geprägt worden ist. Von beiden zu unterscheiden ist noch die Gesamtdauer des Aufenthaltes der Embryonen und der fertig ausgebildeten Glochidien in den Kiemen des Muttertieres.

Hier soll zunächst von der Brunstzeit die Rede sein.

Flemming, Schierholz und Harms geben als Zeitpunkt Mitte und

Ende August an. Hazay unterscheidet bei seinen Angaben die verschiedenen Arten und stellt merkliche Unterschiede nach der Art des Fundortes fest. Für *Anodonta cellensis* beobachtete er in Teichen die Einlagerung der Eier in die Kiemen von Anfang bis Ende November während sie in einem Altwasser der Donau schon Mitte März begann. Für *Anodonta piscinalis* gibt er als Erster zwei verschiedene Brunstzeiten an. Sie sollen im April und September stattfinden.

Nach meinen Beobachtungen ist für *A. cellensis* unbedingt an dem von Flemming, Schierholz und Harms gegebenen Zeitpunkt festzuhalten. Es sei nur darauf hingewiesen, daß in dem außergewöhnlich heißen Sommer 1911 der Übertritt der Eier schon Ende Juli festgestellt wurde. Demnach mag je nach dem Einfluß der Witterung ein Schwanken der Brunstzeit innerhalb gewisser Grenzen stattfinden; es wurde aber niemals eine den Angaben Hazays entsprechende Schwankung nach der Beschaffenheit des Aufenthaltsortes beobachtet. Es bleibt vorläufig noch unerklärt, wie seine Daten für *A. cellensis* zu deuten sind.

Anders liegt der Fall für *A. piscinalis*. Durch direkte Beobachtungen konnte zwar das Vorkommen zweier Brutzeiten nicht bestätigt werden, jedoch läßt mir ein am 8. August 1911 in 4 m Tiefe im Flußbett der Lahn gemachter Fund dies als sehr wohl möglich erscheinen. Die in Fig. 43, S. 67 zur Darstellung gelangte junge Muschel (Länge: 26 mm, Höhe 17,9 mm, Dicke 7,1 mm) weist keinerlei Spur eines Jahresringes auf. Die äußerst dünne Schale zeigt nur nach dem Rande zu eine leichte grünlich-gelbe Färbung und ist sonst noch ganz von embryonaler Beschaffenheit.

Für den beschriebenen Fall scheinen mir drei Erklärungsversuche besonders am Platze.

1. Die junge Muschel entstammt der gewöhnlichen Herbstbrunst.
   a) Das Glochidium, aus dem sie hervorging, gelangte zufälligerweise schon im Herbst zum Parasitismus (Alter zu schätzen auf 1 Jahr).
   b) Das Glochidium parasitierte normal im Frühjahr. Die junge Muschel legte aber — tief im Flußbett lebend — keinen Jahresring an (Alter $1^1/_2$ Jahr).
2. Die Muschel entstammt einer Frühjahrsbrunst und gelangte noch im Herbst zum Parasitismus (Alter 1 Jahr).

Eine definitive Lösung der Frage nach der zweiten Brunstzeit bei *A. piscinalis* kann natürlich erst dann gegeben werden, wenn directe Beobachtungen vorliegen oder wenn wir durch eine genauere Kenntnis

der Biologie der jungen Muschel zu bestimmten Rückschlüssen auf ihr Alter befähigt sind. Es sei noch darauf hingewiesen, daß das Vorkommen einer doppelten Brunstzeit schon für andere Formen beschrieben ist. *Margaritana* soll nach Harms (Nr. 22, S. 332) zweimal laichen; für das artenreiche Genus *Quadrula* haben Lefevre und Curtis (Nr. 39, S. 144) eine doppelte Laichzeit sehr wahrscheinlich gemacht.

Über die Dauer der Brutzeit, d. h. der Zeit vom Beginn der Furchung bis zur fertigen Larve sind naturgemäß nur schwer sichere Beobachtungen zu erlangen. Nach Schierholz soll sie mehr als zwei, nach Hazay mehr als vier Monate währen. Im Sommer 1911, der, wie schon weiter oben bemerkt, außerordentlich heiß war, konnte ich folgende Daten sammeln: Am 26. Juli wurden die ersten Eier in den Kiemen der Muttertiere beobachtet. Schon am 8. August, also nach 12 Tagen waren bei der Mehrzahl der Muscheln auf der Sonnenseite des Teiches die Embryonen bis zur Larve entwickelt und hatten bereits die Eihülle verlassen. Auf der Schattenseite befanden sich jedoch sämtliche Embryonen noch auf früheren Furchungststadien.

Es ist für *Anodonta*, im Gegensatz zu *Unio*, eine schon durch Flemming und Schierholz bekannt gewordene Tatsache, daß sich alle Embryonen gleichzeitig nahezu auf demselben Furchungsstadium befinden. Wahrscheinlich hat man diesen Befund auf eine gleichzeitig oder doch kurz hintereinander erfolgende Befruchtung zurückzuführen. Hazay will zwar bei jungen Furchungsstadien eine große Verschiedenheit wahrgenommen haben, jedoch muß ich nach meinen Beobachtungen, die an einem reichen Material selbst frühester Stadien gemacht wurden, Flemming und Schierholz durchaus Recht geben.

Vor allen andern Stadien der embryonalen Periode haben schon seit langem die »rotierenden Embryonen« der *Anodonta* das Interesse der Biologen auf sich gelenkt. Schon Leuwenhoek (Nr. 117) und nach ihm Carus (Nr. 9) berichten mit Entzücken von dem Eindruck, den dieses Naturschauspiel auf sie gemacht hat. Verursacht durch den lebhaften Schlag langer Cilien, die das Wimperfeld (vgl. S. 24) bedecken, vollführen die Embryonen in der Minute etwa zehn Umdrehungen und dies tagelang (nach Schierholz sogar 14) hinter einander. Diese lebhafte Bewegung muß einen um so mehr in Erstaunen versetzen, wenn man sich den hilflosen Anblick reifer Glochidien vergegenwärtigt. Die biologische Bedeutung der Rotation dürfte wohl in einer vermehrten Nahrungs- oder Sauerstoffzufuhr zu suchen sein.

Je nach dem Auftreten der Brunstzeit hatte Ortmann (Nr. 122) für die nordamerikanischen Unioniden »Sommer- und Winterbrüter«

unterschieden. Diese Einteilung haben Lefevre und Curtis neuerdings verlassen und die Gesamtdauer der Kiementrächtigkeit als einteilendes Prinzip eingeführt. Sie unterscheiden eine »short« und eine »long period of gravidity«. Die »short period« würde dem hier gebrauchten Ausdruck Brutzeit gleichkommen. Es sind in dieser Gruppe solche Formen zusammengefaßt, welche, wie unsre europäischen Unionen, die eben herangereiften Glochidien gleich ausstoßen. Demnach wäre Anodonta zur andern Gruppe zu rechnen, denn sie behält die reifen Larven noch den ganzen Winter über bis ins Frühjahr hinein in den Kiemen. Erst im Februar oder März, wenn die ersten kräftigen Sonnenstrahlen die Fische hervorlocken, entledigt sich das Muttertier mit, einemmal der gesamten Brut. Es kommen vereinzelt auch Fälle vor, wo die Larven bis zum Juni, also nahezu 11 Monate in den Brutfächern beharren. Ein frühzeitiges Ausstoßen der Embryonen, das man im Lauf des Winters mitunter an den in der Gefangenschaft gehaltenen Tieren beobachten kann, ist eine krankhafte Erscheinung, die auf ungünstige Wasserverhältnisse zurückzuführen ist.

Ohne auf den Bau der Kiemen, auf die besonderen Einrichtungen, die zur Aufbewahrung und Pflege der Brut dienen einzugehen (man vgl. bei Lefevre und Curtis [Nr. 39, S. 116ff.] das Kapitel »The Marsupium«), sei noch kurz die Frage nach der Notwendigkeit und dem Nutzen der langen Trächtigkeit berührt. Für die *Anodonta*-Glochidien steht es fest, daß den ganzen Winter über, außer einer geringen Differenzierung der Ganglienanlagen keinerlei Weiterentwicklung stattfindet. Nach v. Baer soll sich der Kiemenaufenthalt der Glochidien »weniger aus dem Atmungs- als vielmehr aus dem Bedürfnis nach Nahrung« erklären. Das stimmt sehr wohl mit der Tatsache überein, daß die Glochidien im Höchstfall nur 36 Tage im Wasser zu leben vermögen (Forel). Gewöhnlich sterben sie schon nach wenigen Tagen ab; sie haben sich auch allen Versuchen, die eine künstliche Beförderung der Weiterentwicklung, also gewissermaßen einen Ersatz der parasitischen Periode bezweckten, hartnäckig widersetzt. (Lef., Curt., Nr. 39, S. 174). Während aber diese Beobachtungen nur ein Licht auf den Nutzen des Kiemenaufenthaltes überhaupt werfen, liegt es nahe, die Gründe für die lange Winterruhe mit den ungünstigen Lebensbedingungen für die parasitierende Larve und die junge Muschel in Beziehung zu bringen. Ehe wir aber nicht besser über die Biologie der jungen und alten Muscheln im Winter, über den Aufenthalt der Fische in dieser Zeit unterrichtet sind, bleibt es unmöglich, nähere Schlüsse zu ziehen.

II. Die Embryonalentwicklung.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben und begründet wurde, stellt dieser Abschnitt der vorliegenden Arbeit zum größten Teil eine Wiedergabe der bisherigen Forschungsergebnisse dar, wie sie in der schon mehrfach erwähnten Abhandlung LILLIEs am weitesten gefördert wurden.

Wenn auch LILLIE aus rein praktischen Gründen als Untersuchungsobjekt in der Hauptsache *Unio* verwandte, so glaubten wir doch seine Resultate ohne weiteres übernehmen zu dürfen, um so mehr, als LILLIE S. 6 ausdrücklich schreibt: »What J have to contribute on *Anodonta* concerns the glochidium only«. LILLIE hat für die Unioniden in gleicher Weise wie E. B. WILSON für *Nereis* die »cell-lineage« bis ins einzelne durchgeführt und sich dabei auch der Nomenklatur WILSONS bedient. Hier soll die Embryonalentwicklung nur in der Übersicht wiedergegeben und die Bezeichnungsweise LILLIEs nur dort verwendet werden, wo allgemein wichtige Zellen und Stadien besonders hervorzuheben sind. Die Orientierung der Figuren, die zum großen Teil einfach Kopien derer LILLIEs darstellen, hat so stattgefunden, daß die Macromeren, aus denen später der dorsale Teil des Embryos, insonderheit der Schalenrand hervorgeht, nach oben gelegen sind. So hat man von vornherein die endgültige Orientierung der Larve im Auge.

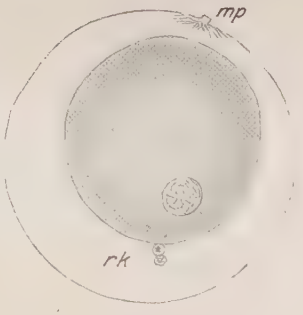

Fig. 1.
Ei von *Unio complanata* in der Eihülle (nach LILLIE). *mp*, Mikropyle; *rk*, Richtungskörperchen.

Das reife, befruchtete Ei von *Anodonta* läßt im Gegensatz zu denen der marinen Lamellibranchier deutlich drei Teile erkennen (Fig. 1).

1. Die umfangreiche Eihülle, die mit einer schornsteinartig aufgesetzten Microphyle *mp* versehen ist. Sie umschließt den Embryo während der ganzen Embryonalentwicklung. Erst wenn die Schalen der jungen Larven vollständig ausgebildet sind, zerreißt sie.

2. Das eigentliche Ei mit Eikern, Dotter und den Richtungskörperchen *rk*. In der Nähe der Micropyle haften bei jungen Eiern Ei und Eihülle an einander. Gerade dieser Stelle gegenüber sollen sich nach LILLIE stets die Richtungskörperchen befinden. Die Zone der

Richtungskörperchen erweist sich aber im Verlauf der weiteren Entwicklung als animaler Pol. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, schon am ungefurchten Ei animalen und vegetativen Pol zu unterscheiden.

3. Die eiweißartige Nährflüssigkeit, in der das Ei schwebt.

1. Furchung und Mesodermbildung.

Die erste Furchungsebene geht vom animalen Pol aus und teilt das Ei in ein größeres und ein kleineres Blastomer *CD* und *AB* (Fig. 2). Während beide zunächst noch ungefähr kugelförmig sind, flachen sie sich nach und nach an der Berührungsstelle ab. Die zweite Furchungsebene steht annähernd auf der ersten senkrecht. Sie trifft aber nicht beide Zellen gleichzeitig, sondern schnürt zunächst von *CD* ein neues

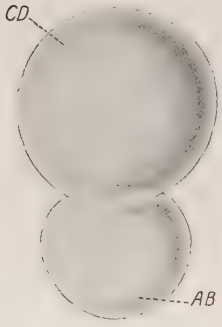

Fig. 2.
Frühes Zwei-Zellenstadium (nach Lillie).

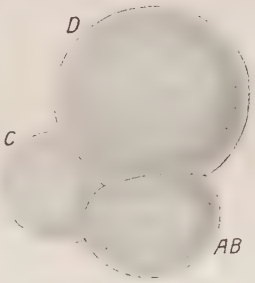

Fig. 3.
Drei-Zellenstadium vom oberen Pol (nach Lillie).

Fig. 4.
Vier-Zellenstadium von vorn (nach Lillie).

Blastomer *C* ab, während *AB* sich streckt (Fig. 3). Darauf trifft sie auch *AB*, die sich in *A* und *B* teilt (Fig. 4).

Diese Verzögerung in der Teilung der Zellen eines Quadranten, die sich hier schon so früh bemerkbar macht, ist typisch für die Furchung der Unioniden. Im weiteren Verlauf der Entwicklung teilen sich nie die Zellen eines Quadranten gleichzeitig, sondern immer nacheinander.

Das Viererstadium *ABCD* bildet den Ausgangspunkt des Lillieschen Furchungsschemas. Die vier Zellen entsprechen den Macromeren und demgemäß vollzieht sich auch die weitere Furchung, womit die von Rabl aufgestellte und noch von Schierholz vertretene Ansicht widerlegt wird, daß *A*, *B* und *C* später das Ectoderm, *D* hingegen das gesamte Ento- und Mesoderm und ferner kleinere Ectodermpartien liefern solle. Wie wir weiter hinten ausführlicher kennen lernen werden,

nehmen zwar Abkömmlinge von *D* starken Anteil an der Mesodermbildung, aber in Gestalt des »larvalen Mesoblasten« sind auch Derivate von *A* an der Ausbildung des mittleren Keimblattes beteiligt. Was die Orientierung anbetrifft, so wäre zu sagen, daß aus *D* der hintere Pol des Embryos hervorgeht. Schon in der frühen Teilung von *CD* liegt dies angedeutet, denn in der Folgezeit ist die Zellvermehrung am hinteren Abschnitt des Embryos eine schnellere, als am Vorderende, was bald zu Verlagerungen der Achsen Anlaß gibt.

Bald nachdem das Viererstadium zur vollen Ausbildung gelangt ist, löst sich von *D* eine kleine Blastomere ab, der darauf nacheinander solche von *A*, *B* und *C* folgen, so daß bei den Unioniden ein 5-, 6-, 7- und 8-Zellenstadium aufeinander folgen. Das erste Micromerenquartett

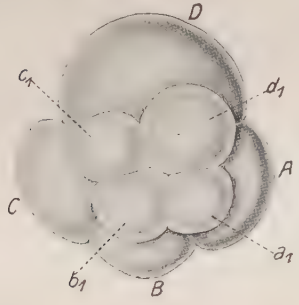

Fig. 5.
Achtzellenstadium von oben. (nach LILLIE).

Fig. 6.
17-Zellenstadium vom oberen Pol (nach LILLIE). $X = d_2$, erster Somatoblast.

ist somit gebildet. Gegenüber *A*, *B*, *C* und *D* weist diese erste Ectomerengeneration ihrer Lage nach eine Drehung um 45° auf (Fig. 5). Die Furchungsebenen liegen weder meridional noch äquatorial, sondern schräg zur Hauptachse des Embryos. Für diesen Typus hat bekanntlich LILLIE, je nachdem, ob die Ebene aus Spindeln, die von links unten, nach rechts oben oder umgekehrt laufen, hervorgeht, die Bezeichnungen dexiotrop oder leiotrop eingeführt. Für die Unioniden ist die zweite Furchungsebene leiotrop und die dritte dexiotrop gelegen. Von *A*, *B*, *C*, *D* löst sich nunmehr als zweites Micromerenquartett eine zweite Ectomerengeneration ab, die wieder von *D* aus ihren Anfang nimmt. Die aus *D* abgeleitete Blastomere d_2 zeichnet sich vor allen anderen an Größe aus und wird als »erster Somatoblast« von LILLIE mit dem besonderen Buchstaben X belegt (Fig. 6 *X*). Aus dem ersten Ectomerenquartett gehen inzwischen vier neue Micromeren (das dritte Quartett) hervor, sodaß nunmehr der Embryo aus 16 Zellen besteht. Die Über-

einstimmung mit dem spiraligen inäqualen Furchungstypus, wie man ihn von andern Mollusken (Lamellibranchiern und Gastropoden) sowie aus andern Abteilungen des Tierreichs kennt, tritt in den soeben beschriebenen Stadien deutlich hervor und ist auch weiterhin nicht zu verkennen.

Zunächst wird die Zahl der Zellen um eine dadurch erhöht, daß der erste Somatoblast sich teilt. Fig. 6 zeigt das 17-Zellenstadium vom oberen Pol gesehen. Es schnürt sich alsbald von der *D*-Zelle als erstes Glied der dritten Ectomerengeneration eine kleine Zelle d^3 (Fig. 7) ab. Die übrigen Glieder folgen erst später. Zuvor tritt das zweite Ectomerenquartett, zu dem auch der erste Somatoblast *X* gehört, in Teilung

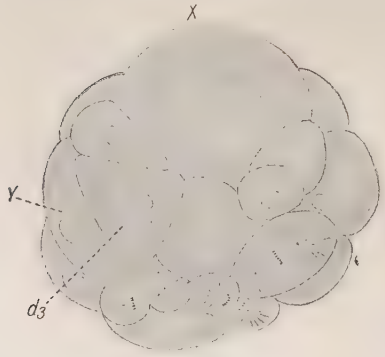

Fig. 7.
Ausbildung der dritten Ectomerengeneration (nach LILLIE). $Y = a^{2\,2}$, larvaler Mesoblast.

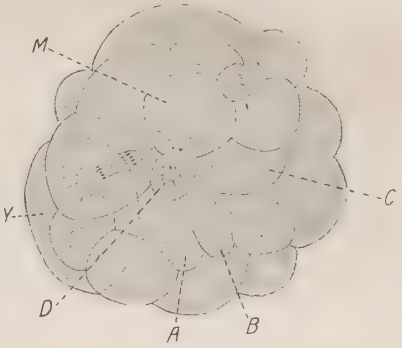

Fig. 8.
31-Zellenstadium vom unteren Pol (nach LILLIE). $M = d_4$, primärer Mesoblast; *Y*, larvaler Mesoblast.

ein. Die aus a^2 entstandene Zelle $a^{2.2}$ wird als »larvaler Mesoblast« mit dem Buchstaben *Y* belegt. Sie besteht aus rein mesodermalen Elementen und läßt später den larvalen Adductor aus sich hervorgehen (Fig. 7 *Y*). Am oberen, apicalen Pol flachen sich die Micromeren mehr und mehr ab. Sie bilden eine Zellkappe und treten in eine längere Ruhepause ein. Die nächsten Umwandlungen beziehen sich auf den ersten Somatoblasten, der ein weiteres Glied abschnürt und auf das Auftreten der drei restierenden Zellen der dritten Ectomerengeneration. Darauf stößt *D* eine vierte Zelle d^4 ab, die als primärer »Mesoblast« *M* eine besondere Bedeutung gewinnt (Fig. 8 *M*). Mit dieser Teilung ist das aus 32 Zellen bestehende Blastulastadium erreicht, bei dem die Keimblätter deutlich auf bestimmte Gruppen von Blastomeren abgegrenzt sind.

Die Zellen *A*, *B*, *C*, *D* setzen sich jetzt nur noch aus rein entodermalen Elementen zusammen. Der primäre Mesoblast *M*, der larvale *Y* mit Tochterzelle bilden das Mesoderm, wohingegen die drei Ectomerengenerationen und der erste Somatoblast mit seinen Abkömmlingen das Ectoderm vertreten. Die Zahl 32 ist dabei, wie Lillie ausdrücklich hervorhebt, rein zufällig, nicht etwa auf dem Wege einer geometrischen Reihe erreicht.

Die weitere Umgestaltung des Embryos hat die Anlage bestimmter Regionen zur Folge, die zunächst noch ohne Herstellung der Bilateralsymmetrie vor sich geht. Aus der ersten Ectomerengeneration, deren Teilungen sehr langsam verlaufen, bildet sich das vordere Ende der zukünftigen Larve. Die zweite Ectomerengeneration, aus welcher der erste Somatoblast *X* und der larvale Mesoblast *Y* hervorgingen, die in ihrer weiteren Entwicklung weiter hinten noch besonders betrachtet werden sollen, baut mit ihren übrigen Blastomeren den larvalen Mantel auf. Wahrscheinlich beteiligt sich auch die dritte Ectomerengeneration daran, jedoch konnte Lillie ihr Schicksal nicht im Einzelnen verfolgen.

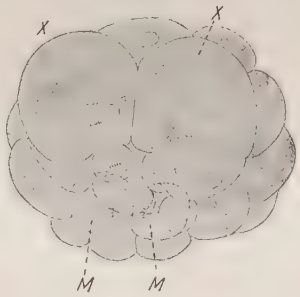

Fig. 9.
Bilateral-symmetrische Teilung von *X* und *M*; Ansicht von hinten (nach Lillie).

Der erste Somatoblast *X* leitet inzwischen durch eine genau symmetrische Teilung den bilateral symmetrischen Ausbau der Larve ein (Fig. 9). Gleich darauf schnüren beide Tochterzellen noch je eine kleine Zelle ab. Mit allen früheren, unpaaren Abkömmlingen von *X* bilden die so entstandenen vier Zellen nach Lillie »eine Zunge von Zellen«, die nach vorn über den Mesoblasten *M* oder auch »zweiten Somatoblasten« vorwächst. Aus den symmetrischen Zellen *X X* bildet sich in der Folgezeit das Schalendrüsenfeld, während aus den unpaaren Derivaten des ersten Somatoblasten X_1—X_5 das Wimperfeld hervorgeht, das seinerseits direkt an die Entomeren *A*, *B*, *C*, *D* grenzt.

Der zweite Somatoblast *M* unterliegt nunmehr auch einer bilateralen Teilung. In Fig. 9 sind die Tochterzellen *M M* besonders hervorgehoben. Während die Umwachsung des zweiten durch den ersten Somatoblasten fortschreitet, schnürt ersterer (Fig. 10) noch zwei kleine Zellen *m m* ab, die an den hinteren (oberen) Rand des zu dieser Zeit

sich einstülpenden Blastoporus zu liegen kommen. Jetzt erst erfolgt der Eintritt der eigentlichen Mesoblasten in die Furchungshöhle (s. Fig. 11). Lillie hält es für wahrscheinlich, daß auch die kleinen Zellen *m m* später in die Furchungshöhle verlagert werden.

Es kann nicht unerwähnt bleiben, daß eine erneute Untersuchung über das Verhalten des zweiten Somatoblasten bei den Unioniden dringend erwünscht ist. Schon Stauffacher hatte für *Cyclas* eine Beteiligung der Derivate des »Mesoblasten« am Aufbau des Entoderms behauptet. E. B. Wilson, der bei *Nereis* ursprünglich an eine sekundäre Einwanderung pigmentierter Abkömmlinge von *M M* glaubte, hat diese Darstellung, die Lillie in seiner Auffassung eine wesentliche

Fig. 10.

Der primäre Mesoblast *MM* wird von den Zellen des ersten Somatoblasten umwachsen, und schnürt die Tochterzellen *mm* ab (nach Lillie).

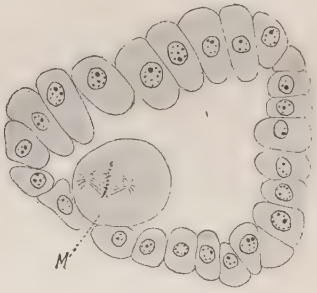

Fig. 11.

Anodonta cellensis, Eintritt des primären Mesoblasten *M* in die Furchungshöhle (Original). Vergr. 250 : 1.

Stütze bot, später wieder zurückgenommen und vielmehr die Anteilnahme jener Pigmentzellen an der Zusammensetzung der hinteren Archenteronwand dargetan. Auch Conklin hat für *Crepidula* das Vorhandensein reichlicher entodermaler Elemente im Mesoblasten nach seiner ersten bilateralen Teilung beschrieben. Meisenheimer hat endlich bei *Dreissensia* nie ein nachträgliches Eintreten der fraglichen Zellen in die Furchungshöhle beobachtet. Nach seiner Meinung »schieben sie sich vielmehr mitten zwischen die vegetativen Zellen hinein und gehen in ihnen auf, ohne daß sie später noch zu unterscheiden wären«. Sollte sich ein gleiches Verhalten für die Unioniden bestätigen, so wäre in der weiter vorne geschilderten Aufteilung des 32 Zellenstadium auf die drei Keimblätter eine entsprechende Korrektion vorzunehmen. Erst nach erfolgter Bilateralteilung, nach der Loslösung von *m m* trüge dann der zweite Somatoblast den Namen Mesoblast zu Recht.

Betrachten wir, um den allgemeinen Verlauf der Entwicklung nicht zu weit vorauszueilen, das Schicksal des larvalen Mesoblasten *Y* (vgl. Fig. 8, S. 20). Bisher an der linken Seite des Embryos gelegen, wird er immer mehr von den umgebenden Zellen umhüllt. Ehe er aber ganz in der Furchungshöhle verschwindet, schnürt er noch zwei bis drei kleine Tochterzellen ab. Erst im Innern geht er in eine bilaterale Teilung ein worauf gleich jede Hälfte sich noch einmal durchschnürt.

Wie schon angedeutet, bilden sich aus dem ersten Somatoblasten nach Beginn der bilateralen Teilungen die Zellen der zukünftigen Schalendrüse. Es kommt infolge starker Zellvermehrung schließlich zur Ausbildung einer ganzen Platte hoher, säulenförmiger Zellen (Fig. 13), die das Bild des Embryos wesentlich verändert. Es entsteht die langgestreckte dorsale Körperachse, die von nun an die vorherrschende bleibt.

2. Gastrula und Schalendrüse.

Bald nachdem die Urmesodermzellen ganz in das Innere der Furchungshöhle verlagert sind, vollzieht sich die Bildung des Urdarms.

Es wurde schon in der Literaturübersicht darauf hingewiesen, daß dieser Vorgang zum erstenmal richtig von Goette erkannt wurde. Zwar hatte schon vorher Balfour auf Grund eines genauen Vergleichs der Regionen des Embryos starke Zweifel über die Ergebnisse der früheren Untersucher, insbesondere derer Rabls gehegt, er hatte sogar direkt auf die Wahrscheinlichkeit einer Verwechselung von Schalendrüse und Entodermsäckchen hingewiesen (Nr. 47, S. 258). Jedoch blieb es Goette vorbehalten, den Nachweis zu führen, daß wirklich die Schalendrüse durch ihr eigenartiges Verhalten die älteren Beobachter irre geführt hatte und daß diesen die wahre Anlage des Urdarms vollständig entgangen war. Während die wichtigen Ergebnisse Goettes nur in einer kürzeren Mitteilung niedergelegt sind, ist es das Verdienst Lillies, die Vorgänge der Gastrulation und Schalendrüsenbildung exakt und ausführlich dargestellt zu haben.

Zur Zeit der Bildung des Urdarms, die bedeutend früher stattfindet als die Einstülpung der Schalendrüse, besitzt der Embryo noch eine langgezogene, gedrungene Gestalt (Fig. 12). Die Entomeren *A*, *B*, *C*, *D* (Fig. 8) liefern das Material des Entodermsäckchens, indem sie sich vor der Einstülpung bedeutend an Zahl vermehren. Fig. 12 und Fig. 13 veranschaulichen den Vorgang der Urdarmbildung selbst. Sie lassen auch die Lage des jetzt noch frei mit der Außenwelt kommunizierenden Entodermsäckchens zu den übrigen Regionen des Embryos erkennen.

Charakteristisch ist besonders der Winkel zwischen dem Schalendrüsenfeld (*sdf*) und der oberen Lippe des Blastoporus (*bl*), die vom Wimperfeld (*w*) begrenzt wird. Dazwischen eingekeilt befindet sich der primäre Mesoblast *M* (zweite Somatoblast). Weiter nach vorn liegen die Zellen des larvalen Mesoblasten *Y*.

Nach und nach schließt sich der Blastoporus, das Säckchen schnürt sich ganz vom Ectoderm ab und lagert blind geschlossen (Fig. 16, S. 28) am hinteren Pol des Embryos, bis später die reife Larve zum Parasitismus gelangt.

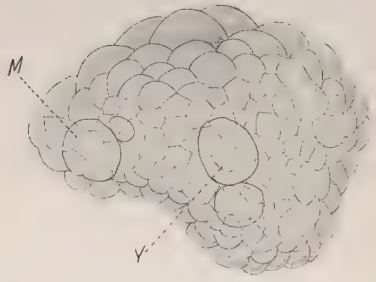

Fig. 12.
Gastrulastadium von *Unio complanata* in seitlicher Ansicht (nach Lillie).

Der Verschluß des Entodermsäckchens wird gefördert durch die weitere Ausbildung des Wimperschildes (Fig. 15, 13 *w*), die wir hier, wenn auch zum Teil zuvorgreifend betrachten wollen. Es bildet sich allmählich eine Zellplatte, die vom hinteren Rand des Schalendrüsenfeldes bis zum Blastoporus reicht. Sie bedeckt sich mit feinen Cilien, welche durch ihre ununterbrochene Tätigkeit bis fast zur vollen Ausbildung des Glochidiums, die für *Anodonta*-Embryonen so charakteristische Rotation bewirken. (Bei *Unio* findet nach Lillie wegen der schwachen Ausbildung der Cilien keine Rotation statt [vgl. auch S. 15.])

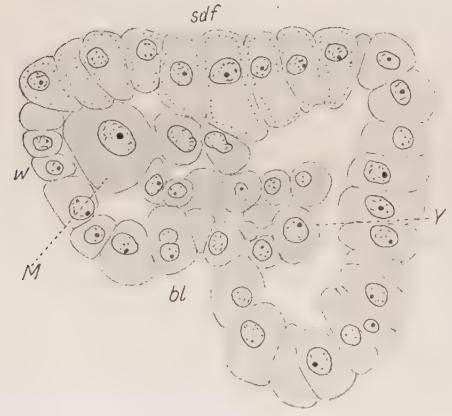

Fig. 13.
Anodonta cellensis; medianer Sagittalschnitt durch das Gastrulastadium. *w*, Wimperfeld; *sdf*, Schalendrüsenfeld; *bl*, Blastoporus; *M*, primärer Mesoblast; *Y*, larvaler Mesoblast. (Original.) Vergr. 320 : 1; verkl.

Nach der Anlage des Entodermsäckchens erfährt der Embryo eine Ausweitung. Die primäre Leibeshöhle wird stark vergrößert, indem das gesamte Zellmaterial einer Streckung unterworfen wird. Darauf beginnt die Einstülpung der Schalendrüsenzellen, jener Platte hochsäulenförmiger Zellen, deren Abstammung aus dem ersten Somatoblasten schon weiter oben hergeleitet wurde. Die Einbuchtung der Schalen-

drüse ist bei den Unioniden außerordentlich tief. Vergleicht man Fig. 14, so wird man begreifen können, daß Flemming, Rabl und Schierholz, denen feine Schnittmethoden noch nicht zu Gebote standen, leicht durch ein solches Bild getäuscht werden konnten. Überblicken wir diesen Abschnitt noch einmal, so dürfte aus den beigegebenen Bildern zur Genüge hervorgegangen sein, daß die vor (nicht nach wie Goette glaubte) der Schalendrüseneinstülpung stattfindende Anlage des Urdarms zunächst keineswegs einer »Atrophie und Rückbildung« (Rabl) unterworfen ist. Erst im Verlauf der weiteren Entwicklung tritt das Entodermsäckchen vor der stark ausgebildeten Schalendrüse zurück. Während ersteres in der monatelangen Larvenperiode niemals in Funktion tritt und allein in der parasitischen Periode mit beginnender Darmausbildung wieder an Bedeutung gewinnt, ist die Schalendrüse, der die Bildung der bei *Anodonta* so mächtig entwickelten Glochidiumschale obliegt, für die junge Larve von größter Wichtigkeit. Wir haben es in diesem Wechselverhältnis mit einer engen Anpassung an die parasitische Lebensweise der *Anodonta*-Larve zu tun.

Fig. 14.
Anodonta cellensis, Stadium mit eingestülpter Schalendrüse *sd*; *es*, geschlossenes Entodermsäckchen; *kpb*, Kopfblase (optischer Sagittalschnitt, Original). Vergr. 300:1.

3. Ausbildung der jungen Larve.

Hand in Hand mit einer noch stärkeren Ausweitung des Embryos geht die Anlage der Larvenschale vor sich. Die eingestülpte Schalendrüse scheidet eine gelbliche, durchsichtige Substanz aus und stülpt sich darauf verhältnismäßig schnell wieder zurück, so daß keine Spur einer Einbuchtung mehr zurückbleibt. Dafür erscheint aber gleich darnach ein kleines, unpaares, durchsichtiges Schalenhäutchen über dem Schalendrüsenfeld. Die ehemals hohen säulenförmigen Zellen werden nach und nach immer dünner; im gleichen Maße dringt aber das Schalenhäutchen über die rechte und linke Hälfte des Embryos vor (Fig. 15). Lillie nimmt an, daß das Wachstum der Schale von den Randzellen des Schalendrüsenfeldes aus stattfindet. Auf welche Weise Schloßlinie und Ligament, die bald — zunächst in Gestalt einer feinen

Mittellinie — auftreten, zu stande kommen, ist nicht bekannt. Schon früh erhebt sich die Schloßlinie firstartig über die wenig gewölbten Schalenhälften; gleichzeitig findet eine feine Einlagerung von kohlensaurem Kalk in letztere statt, was sich durch ein heftiges Aufbrausen nach Behandlung mit Sublimateisessig schon bei jungen rotierenden Stadien bemerkbar machte.

Große Veränderungen gehen zu dieser Zeit auch an der ventralen und vorderen Seite des Embryos vor sich. Gerade der ehemaligen Schalen-

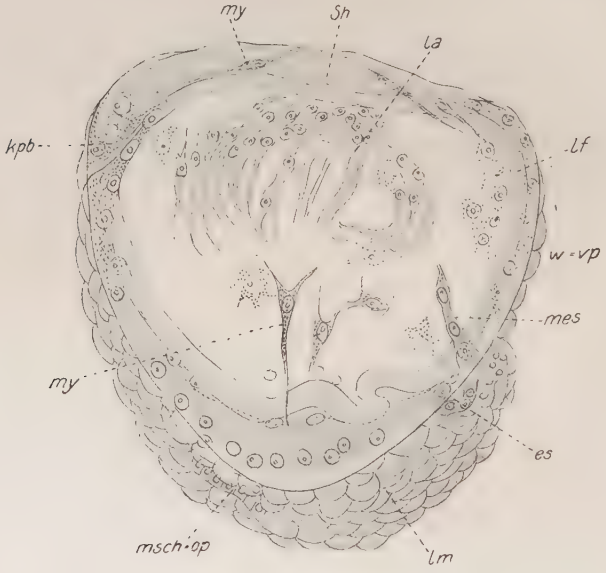

Fig. 15.

Junge, noch nicht eingefaltete Larve von *Anodonta cell.* *sh*, Schalenhäutchen; *la*, larvaler Adductor; *lm*, larvale Mantelzellen; *kpb*, *lf*, Larvenfadendrüse mit Larvenfaden; *es*, Entodermsäckchen; *mes*, Mesodermstreifen; *my*, Myocyten; *msch*, Mundschild oder Oralplatte; *w*, Wimperfeld oder Ventralplatte. (Original.) Außer Fig. 96 sind die folgenden Figuren sämtlich Originale. Vergr. 168:1.

drüse gegenüber bemerkt man eine sanfte Einflachung (Fig. 15) des Ectoderms. Sie setzt sich zusammen aus zahlreichen kleinen, dichtgedrängten Zellen (Fig. 15, 19 *op*), die schon von Flemming beobachtet wurden. Er nannte die Region »Mittelschild« und deutete sie später als Anlage des Ösophagus. Schierholz legte ihr den Namen »Mundschild« bei (was Lillie in »Oralplatte« übersetzte) und konnte durch seine Beobachtungen während der parasitären Entwicklung die Vermutungen Flemmings, die übrigens auch Rabl teilte, bestätigen. Ehe es aber zu dieser Organbildung kommt, erleidet die ganze Anlage eine

starke Verschiebung zum hinteren Pol der jungen Larve. Man vergleiche nur Fig. 15, und Fig. 22, S. 34. Wir werden später noch ausführlicher zu betrachten haben (S. 32, 33), daß aus dem Mundschild nicht nur der Vorderdarm, sondern auch der ganze Fuß mit seinen, dem Ectoderm entstammenden Organen hervorgehen.

Am vorderen Pol des Embryos spielt sich eine weitere Neubildung ab, die für die zukünftige Larve bedeutungsvoll ist. Es treten dort sechs große Zellen mit gut ausgebildetem Nucleolus auf, die Lillie, Ziegler folgend, in ihrer Gesamtheit als »Kopfblase« bezeichnet hat, ohne daß sich meines Erachtens eine direkte Homologiesierung weder mit dem gleichnamigen Organ der Gastropoden noch mit dem präoralen Abschnitt des Velums der Lamellibranchiertrochophora durchführen läßt. Schon Rabl, der zwar nur drei dieser Zellen beobachtete, leitete aus ihnen die Larvenfadendrüse ab. Nach Lillie entsteht sie nur aus der mittelsten der sechs Zellen, die von vorneherein etwas tiefer liegt als die übrigen und nach und nach ganz in die primäre Leibeshöhle hineinsinkt. Sie soll sich dann, im Wachstum von den fünf andren Zellen unterstützt, nach hinten über den larvalen Adductor schlingen (s. Nr. 43, Fig. 74, 79) rechts vom Entodermsäckchen vorbeiziehen, ide ventralen Mantelzellen durchdringen und wieder an der Ausgangsstelle anlangen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung legt sie dieselbe Bahn noch zwei bis dreimal zurück. Den Larvenfaden denkt sich Lillie »nicht so sehr durch Secretion in das Lumen der Zelle, als durch eine wirkliche Umwandlung der Zellsubstanz« entstanden. Er läßt aber auch die Möglichkeit offen, daß zahlreiche Mesodermzellen, die später die Drüse umhüllen, sich am Wachstum und an der Excretion beteiligen.

Ohne eine genaue, eine enge Kette von Stadien berücksichtigende Nachprüfung anzustellen, wäre man nicht berechtigt, diese Darstellung Lillies anzugreifen. Sie stimmt zudem auch gut mit der Tatsache überein, daß im Glochidium der Larvenfaden, ehe er ausgestoßen wird, den Adductor mehreremal umschlingt (vgl. auch Fig. 15, [*kpb*]). Dennoch hielt ich mich für verpflichtet, hier kurz auf einige eigene Befunde einzugehen, die allem Anschein nach Lillie entgangen sind. Fig. 16 zeigt einen Sagittalschnitt durch eine junge Larve, bei der gerade die Einfaltung des Mantels beginnt. An der Ventralseite sieht man, eingebettet in die larvalen Mantelzellen, ein verhältnismäßig großes Bläschen das einen Ballen gelber conchyolinartiger Substanz umschließt. In Fig. 17 ist ein etwa 20—25 μ weiter seitlich geführter Schnitt derselben Serie abgebildet. Man bemerkt, daß das Säckchen bis zum

vorderen Pol des Embryos reicht und sich hier nach außen öffnet. Aus seiner Mündung dringt ein unregelmäßiger Faden derselben gelben Substanz hervor, wie wir sie in Fig. 16 schon antrafen. Nur in einem Fall besaß das Säckchen die geblähte Gestalt, wie sie in Fig. 16—17 zum Ausdruck kommt, zumeist waren Bilder wie Fig. 18, die einem Querschnitt durch die junge Larve entnommen ist, anzutreffen. Es ließ sich an weiteren Schnittbildern auch verfolgen, wie dieses Gebilde immer mehr in (oder vielleicht auch zwischen) die larvalen Mantelzellen rückte und schließlich ganz an die Außenseite zu liegen kam, d. h.

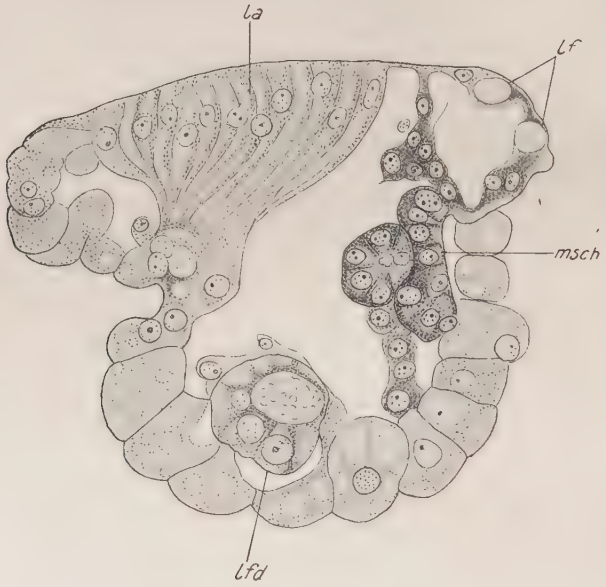

Fig. 16.

Medianer Sagittalschnitt durch eine junge, noch nicht eingefaltete Larve von *Anodonta cell.* (Erklärung wie in Fig. 15). Vergr. 320 : 1.

genau an die Stelle, an der, wie wir später noch sehen werden, beim reifen Glochidium die Larvenfadendrüse gelegen ist. Daher stehe ich nicht an, jene Bläschen als Entwicklungsstadien der Larvenfadendrüse aufzufassen, es bleibt jedoch weiteren Nachforschungen vorbehalten, ihre genaue Ableitung aufzuklären. Vielleicht dürfte sich dabei die folgende Deutung, welche eine Vereinigung der Befunde Lillies mit den meinigen anstrebt, bestätigen. Es scheint mir durchaus nicht ausgeschlossen zu sein, daß die »Kopfblase« Lillies (s. meine Fig. 15, S. 26) mit dem nach den Fig. 16, 17 geschilderten Bläschen (*lfd*) identisch ist. Man müßte dann annehmen, daß die »Kopfblase« (*kpb*) während der Ein-

faltung des Mantels im gleichen Sinne wie die Oralplatte (Fig. 15*op*) und gleichzeitig mit ihr eine Verlagerung erfährt. Es ist leicht vorstellbar, wie auf diese Weise die Kopfblase allmählich die definitive Lage der Larvenfadendrüse (Fig. 22, 23 [*lfd*]) einnimmt. Das Bläschen in Fig. 16, 17 hat in der Tat diese Lage inne.

Jedenfalls würde ein Organ, wie das eben beschriebene, weit besser die Secretion des Larvenfadens leisten können, wie die einzelne Zelle, die Lillie in seiner Fig. 74 darstellt. Damit wäre dann auch eine neue Grundlage für jene auf S. 41 erwähnte Hypothese Lillies und Lefevre und Curtis' gegeben, die besagt, daß die Larvenfadendrüse die wichtige Funktion eines larvalen Excretionsorgans vollführe, daß der Larvenfaden nichts anderes darstelle, als das in feste Form übergeführte, daher, der noch in der Eihülle weilenden Larve, unschädliche Excret. Wenn man bedenkt, daß infolge der lang andauernden Rotation des Embryos gewiß ein gesteigerter Stoffwechsel stattfinden muß, aber bei *Anodonta* bisher noch kein der Urniere der *Dreissensia*- oder *Cyclas*-Larve homologes Organ aufgefunden wurde, so hat die Hypothese sehr viel Berechtigtes an sich. Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß trotzdem der Larvenfaden bei der Vermittlung des Parasitismus noch eine Rolle spielt.

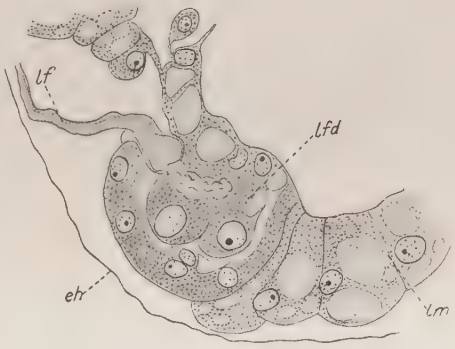

Fig. 17.
Austritt des Larvenfadens, Schnitt aus der gleichen Serie wie Fig. 16. Vergr. 320 : 1.

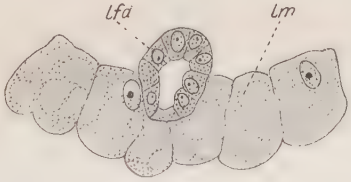

Fig. 18.
Larvenfadendrüse zwischen larvalen Mantelzellen. (Aus einem Querschnitt durch eine junge Larve.) Vergr. 300 : 1.

In der Betrachtung der Ausbildung des Ectoderms fortschreitend, wäre noch kurz der embryonalen Mantelzellen zu gedenken (Fig. 15, 16, 17, *lm*). Sie bilden ausschließlich die seitlichen Hälften der jungen Larve, umgreifen vorne die »Kopfblase« und reichen über den ventralen Abschnitt bis hinten, zum Mundschild. Eine bemerkenswerte Umgestaltung erleiden sie genau auf der Mittellinie vom Mundschild bis zur

Larvenfadendrüse. Sie nehmen dort eine lange, schmale Gestalt an (Nr. 43, Fig. 80) und bilden die schon von Flemming beobachteten »Nahtzellen«. Von besonderem Interesse sind schließlich noch die Sinnesborstenzellen, die aus vier Paar symmetrisch gelegenen Mantelzellen hervorgehen. (Vgl. Fig. 22, 23).

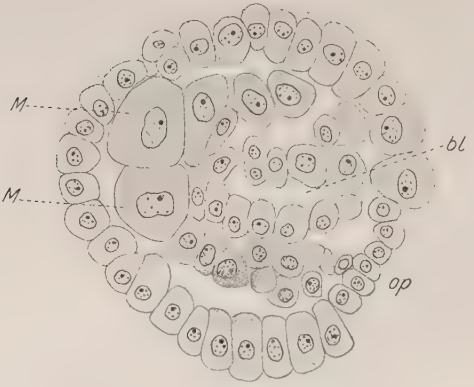

Fig. 19.

Mesodermstreifen *mes* in einem nahezu frontal geführten Schnitt durch ein Gastrulastadium von *Anodonta cell. MM*, primärer Mesoblast; *op*, Oralplatte. (Original.) Vergr. 300 : 1.

Wie wir im ersten Abschnitt bereits sahen, gehen die Organe des Mesoderms aus zwei Uranlagen hervor. Die Zellen des primären Mesoblasten hatten wir bis zur bilateralen Teilung nach vollzogenem Eintritt in die Furchungshöhle (Fig. 11, 13) verfolgt. Sie lagen im hinteren oberen Abschnitt des Embryos zwischen Entodermsäckchen und Schalendrüse. In der jungen Larve entwickeln sie sich durch eine Reihe sehr regelmäßig verlaufender Teilungen zu zwei Mesodermstreifen, die zu-

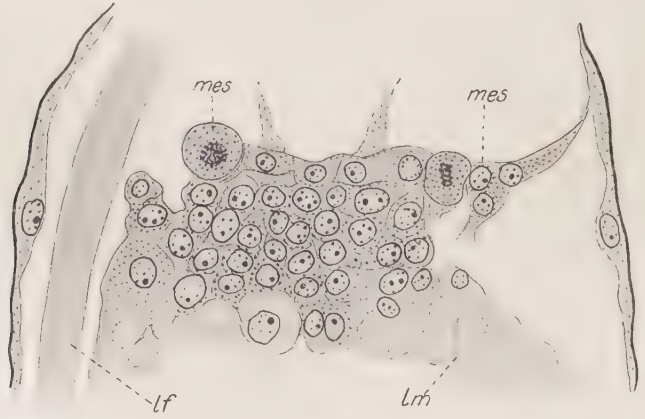

Fig. 20.

Mesodermstreifen *(mes)* einer ganz jungen, uneingefalteten *Anodonta*-Larve *mes*. (Symmetrische Mitose im rechten und linken Flügel!). *lf*, Larvenfaden. Vergr. 375 : 1.

nächst vom Entodermsäckchen aus hörnerartig in die primäre Leibeshöhle hineinragen. Fig. 19—21 veranschaulichen einzelne Stadien die-

ser Entwicklung. Es ist besonders auffallend, wie lange an Stelle der ehemaligen Mesoblasten eine große, mit umfangreichem Kern versehene Zelle jederseits bestehen bleibt.

Der larvale Mesoblast, der in Fig. 13 mit seinen Derivaten mehr ventral vom Entodermsäckchen gelegen ist, erfährt zu dieser Zeit eine viel weitgehendere Umbildung. Das Resultat vieler unregelmäßiger Teilungen ist ein Haufe von Zellen, die anscheinend unregelmäßig im Innern lagern. Allmählich nehmen sie aber eine längliche Gestalt an, und spannen sich darauf, höchst regelmäßig verteilt, als sogenannte Myocyten durch alle Abschnitte des Embryos. Der größte Teil der Myocyten ordnet sich im oberen, vorderen Drittel der Larve zu einem starken Bündel zusammen und bildet so den larvalen Adductor. Fig. 15, S. 26 zeigt sowohl den eben in Entstehung begriffenen Adductor als

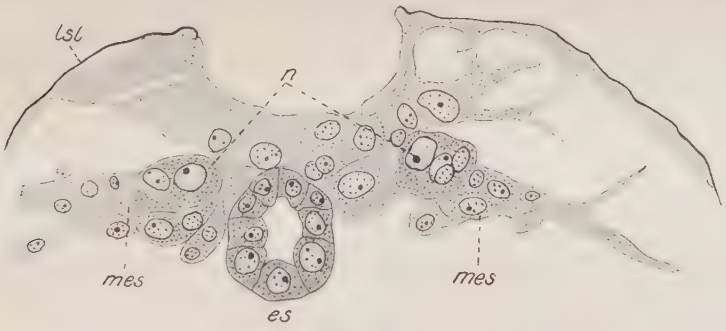

Fig. 21.

Mesodermstreifen *mes* bei einer jungen *Anodonta*-Larve mit beginnender Einfaltung. Rechts und links vom Entodermsäckchen *es* symmetrische Zellgruppen *n*. Vergr. 375 : 1.

auch einige der wichtigsten Myocyten. Charakteristisch für letztere ist die paarweise, völlig symmetrische Anordnung innerhalb der Larve. Die genaue Beschreibung ihrer Lage bleibe bis zur Schilderung des reifen Glochidiums vorbehalten. Hier sei nur noch jene interessante Deutung von Schierholz erwähnt, der glaubt, daß die Myocyten die Einfaltung des larvalen Mantels und die Vertiefung der seitlichen Gruben durch Zug nach innen bewirken. Lillie hingegen ist der Meinung, daß diese Vorgänge die Folge ungleichen Wachstums sind.

Das Entodermsäckchen, das einzige entodermale Organ der jungen Larve, erfährt in dieser Entwicklungsperiode kaum eine Veränderung. Es liegt dicht dem Mundschild an und besitzt mitunter ein so enges Lumen, daß es nur wie ein Zellhäufchen erscheint.

4. Übergang zum Glochidium.

Die Umwandlung der jungen Larve in das Glochidium ist in der Hauptsache gekennzeichnet durch die völlige Ausbildung der Schale und eine Umlagerung embryonaler Regionen, welche durch die Einfaltung des larvalen Mantels bewirkt wird. Neu gebildet werden nur noch die seitlichen Gruben und die gemeinsame Anlage von Herz, Pericard und Niere.

Wie die Schalenbildung im einzelnen vor sich geht, entzieht sich noch unsrer Kenntnis. Von keinem Beobachter ist sie eingehender dargestellt worden, da der Vorgang außerordentlich schwer zu beobachten ist. Die histologischen Elemente der Schalenregion lassen mit unsern heutigen Hilfsmitteln kaum ein näheres Studium zu.

Wir kennen hingegen schon seit Flemming recht genau den Vorgang der Einfaltung der Mantelflächen und die Verschiebung der definitiven Anlagen in ihre endgültige Lage. Die Einfaltung beginnt am vorderen Pol der jungenLarve in der Gegend der »Kopfblase«. (Fig. 15, S. 26) und greift dann immer weiter nach hinten über. (Vgl. auch die guten diesbezüglichen Abbildungen Flemmings Nr. 17 Taf. III, Fig. 3, 4, 8, 11 und Taf. IV, Fig. 7, 8, 12—18.) Örtlich die weiteste Verlagerung erfährt das Mund-, auch Mittelschild (Flemming) oder die Oralplatte (Lillie). Sie rückt von der Ventralseite der jungen Larve (Fig. 15, S. 26) ganz bis an das Hinterende des Glochidiums (Fig. 22, S. 34) und verschmilzt dort mit der »Ventralplatte«, wie Lillie das Wimperfeld auf diesem Stadium nennt. (Der Name Ventralplatte deutet auf die Abstammung vom ersten Somatoblasten hin und ist von Lillie aus der Annelidenentwicklung übernommen.) Lillie ist der Meinung, daß bei der Begegnung von Oral- und Ventralplatte letztere vorwärts über larvale Mantelzellen hinwegwächst, gibt auch in seinen Fig. 83, 84 dementsprechende Bilder. Nie konnte ich an meinem Material derartiges beobachten und möchte fast annehmen, daß dem Befunde Lillies ein durch Reagentien deformiertes Objekt zu grunde gelegen hat. Die Ventralplatte ist insofern für die junge Larve von großer Bedeutung, als von ihr aus durch lebhafte Zellteilung zwei seitliche Fortsätze entstehen, die das Material für die seitlichen Gruben liefern. Flemming, der diese Vorgänge sehr sorgfältig beobachtet hat, nimmt nicht das ganze Wimperfeld für diese Neubildung in Anspruch. Er unterscheidet innerhalb des Wimperfeldes eine besondere Anlage, die in ihren Leistungen ganz der Ventralplatte Lillies entspricht. Infolge der falschen Orientierung nannte er sie »Vorderwulst«. Ausführlich

schildert er S. 67—69 an Hand der Fig. 15—18 die Bildung der seitlichen Gruben und kommt zu dem Resultat, daß der »Vorderwulst« ganz in die Neubildung aufgeht, daß sich die Zellen des Wimperfeldes hingegen eng an die Hinterränder der Gruben anlegen. Dieser Darstellung möchte ich um so eher Glauben schenken, als ich beim Studium des Fußwulstes des Glochidiums nie Spuren einer Verschmelzung von Oral- und Ventralplatte vorfand, wie man es nach Lillies Schilderung wohl hätte erwarten können. Daher dürfte für die Bildung des Fußwulstes ausschließlich die Oralplatte in Betracht kommen.

Die Vorgänge der Einfaltung und Umlagerung werden am besten verständlich werden, wenn wir nunmehr zur Betrachtung des reifen Glochidiums übergehen und rückblickend die ausgewachsene Larve mit der jungen vergleichen.

Beim Glochidium sind die rein larvalen Bestandteile von den definitiven zu unterscheiden. Zu ersteren sind zu rechnen Schale, embryonale Mantel- und Sinneszellen, Larvenfadendrüse und larvaler Adductor, nebst Myocyten, außer dem Adductor und den Myocyten sämtlich ectodermalen Ursprungs. An letzteren sind alle drei Keimblätter beteiligt, und zwar zunächst das Ectoderm mit dem Fußwulst, den seitlichen Gruben und dem Körperepithel, das Entoderm mit dem Entodermsäckchen und endlich das Mesoderm mit den Mesodermstreifen der gemeinsamen Anlage von Herz, Pericard, Niere und Geschlechtsorganen. In dieser Reihenfolge sollen die Organe einzeln einer näheren Besprechung unterzogen werden. Es sei jedoch zuvor noch darauf aufmerksam gemacht, daß sich außer der Schale im allgemeinen die larvalen und definitiven Bestandteile schon äußerlich durch ihre verschiedene histologische Beschaffenheit unterscheiden lassen. Die larvalen besitzen großes Zellmaterial und nehmen im Präparat nur wenig Farbe auf, die definitiven bestehen hingegen aus kleinen, dichtgedrängten Zellen, bei denen sich aber sowohl die Kerne, als auch das Plasma durch starke Färbbarkeit auszeichnen. (Vgl. Nr. 17, Taf. III, Fig. 11.)

Das Glochidium (Fig. 22, Fig. 23, S. 34) von *Anodonta* ist etwa 0,306 mm lang und 0,292 mm hoch. Der Weichkörper der Larve liegt eingebettet in zwei gleich großen perforierten Schalen von der Form eines abgerundet ungleichseitigen Dreiecks. An der Basis sind die Hälften durch das ursprünglich einheitliche Schalenhäutchen (Fig. 22, S. 34 *sh*), sowie im hinteren Drittel auch noch durch ein kleines, inneres Ligament (Fig. 22, Fig. 25, S. 37 *l*) verbunden. Die vordere Schalenkante übertrifft die hintere etwas an Länge. An den Schnitt-

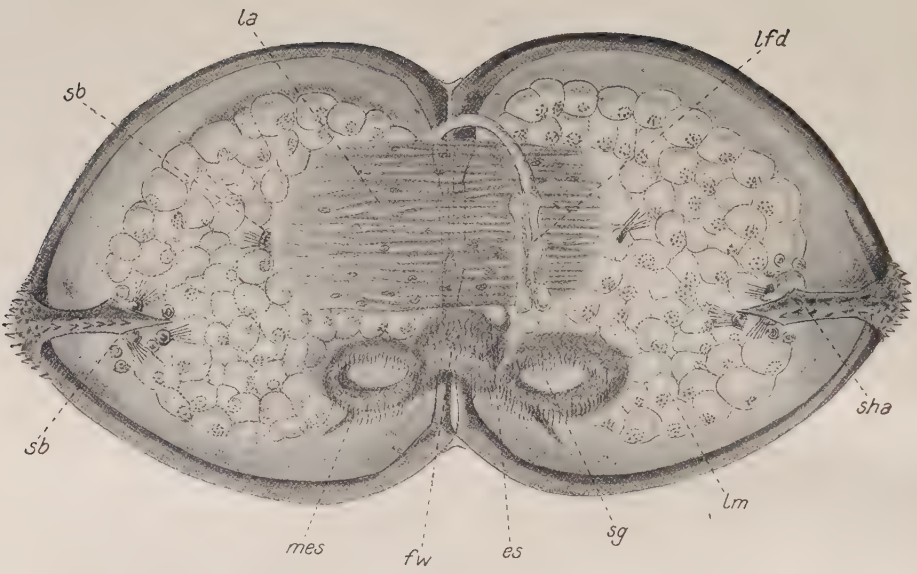

Fig. 22.

Ventrale Aufsicht auf ein aufgeklapptes *Anodonta*-Glochidium (spec. *cellensis*). *sha*, Schalenhaken; *la*, larvaler Adductor; *lfd*, Larvenfadendrüse, *lm*, larvale Mantelzellen; *sb*, Sinnesborsten; *sg*, seitliche Gruben; *fw*, Fußwulst; *es*, Entodermsäckchen; *mes*, Mesodermstreifen. Vergr. 160 : 1.

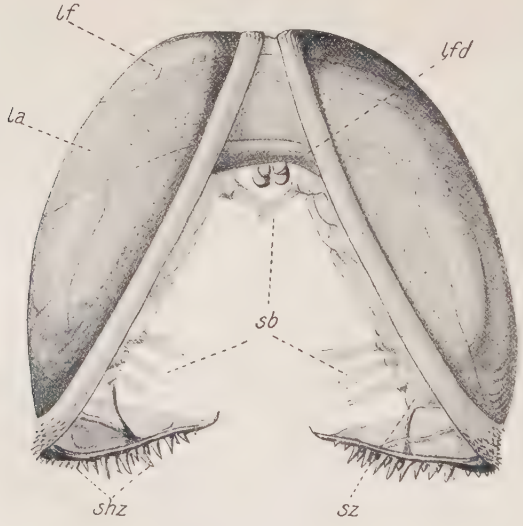

Fig. 23.

Anodonta glochidium von vorn gesehen. *sz*, Schließzelle der Schalenhaken; *shz*, Schalenhakenzähnchen. (Übrige Bezeichnung wie Fig. 22.) Vergr. 160 : 1.

punkten beider entspringen die mächtigen, einklappbaren Schalenhaken *sha*, welche dem *Anodonta*-Glochidium vor dem aller anderen Unioniden ein solch charakteristisches Aussehen verleihen. Die Haken sind spießförmig, in der Mitte gebrochen und kehren so dem Schaleninnern eine hohle Fläche zu. Von der scharf nach innen umgebogenen Spitze (Fig. 23, Fig. 65, S. 101) spannen sich segelförmig jederseits feine chitinige Häutchen bis zum Schalenrand, die wahrscheinlich Teile des ursprünglichen Schalenhäutchens darstellen. Auf der Außenfläche tragen die Haken mehrere Reihen scharfer Zähnchen (Fig. 22, 23, Fig. 65, S. 101 *shz*), die auf die Schalenhälften hinübergreifen. Die Zähnchen selbst sind messerartig zugeschärft und leicht nach innen umgebogen (Fig. 65). Die Schalenränder sind doppelt konturiert und leistenförmig gegen die Flächen abgesetzt. Jackson deutet (Nr. 75, S. 368) die innere Linie als Zuwachsstreifen. Die Larvenschale in ihrer Gesamtheit vergleicht er direkt mit dem Prodissoconch mariner Lamellibranchier, wie *Modiola*, *Cardium* und *Ostrea*; er leitet sogar aus ihrer Form gewisse Rückschlüsse (S. 369) auf die Vorfahren der Unioniden ab, die wir hier aber nicht näher erörtern können.

Die innere Schicht des embryonalen Mantels füllt weitaus den größten Teil der Schalenflächen aus. Ihre großen durchsichtigen Zellen *lm* drängen sich dicht an die definitiven Anlagen des hinteren Larvenabschnittes (Fig. 22) heran, bedecken den Adductor und reichen sonst überall bis an den Schalenrand. Charakteristisch für ihren histologischen Bau sind die zahlreichen Vacuolen innerhalb des Plasmas, sowie die verhältnismäßig großen Kerne (Fig. 16, 24, 25).

Umgewandelte Mantelzellen sind die vier Paar Sinneszellen, die je eine rechts und links vom Adductor, zu je dreien unterhalb des Schalenhakens gelegen sind (Fig. 22). Sie wölben sich stark aus der Ebene der larvalen Mantelzellen hervor und tragen auf ihrer Kuppe ein Büschel langer, steifer Borsten (Fig. 23). Im feineren Bau ähneln sie sehr Flimmerzellen, tragen z. B. einen Cuticularsaum und eine deutliche Kette von Basalkörperchen und besitzen wahrscheinlich auch Faserwurzeln. Schon Flemming und Rabl haben darauf aufmerksam gemacht, daß die Sinnesborstenzellen zipfelförmige Ausläufer aufweisen, die augenscheinlich bei der Fortleitung des Reizes eine Rolle spielen.

Die Larvenfadendrüse liegt beim Glochidium dicht an den Fußwulst gerückt in der Mitte über dem Adductor (Fig. 22, 23), mitunter auch etwas seitlich. Sie wölbt sich über die Mantelzellen hervor, was in Fig. 23 deutlich zum Ausdruck kommt. Ihre Form ist jetzt lang und

flaschenförmig, die Austrittsöffnung des Larvenfadens liegt am vorderen Ende (Fig. 22).

Als letzte larvale Bestandteile sind zu betrachten der Adductor und die Myocyten. Der Adductor besitzt auf diesem Stadium seine stärkste Ausbildung. Gut halb so breit wie die Schalenbasis erstreckt er sich im vorderen Abschnitt des Glochidiums von einer Schale zur andern (Fig. 22, 23). Er baut sich auf aus feinen, glatten Muskelfasern von spindelförmiger Gestalt. Die Kerne sind schmal elliptisch. In der

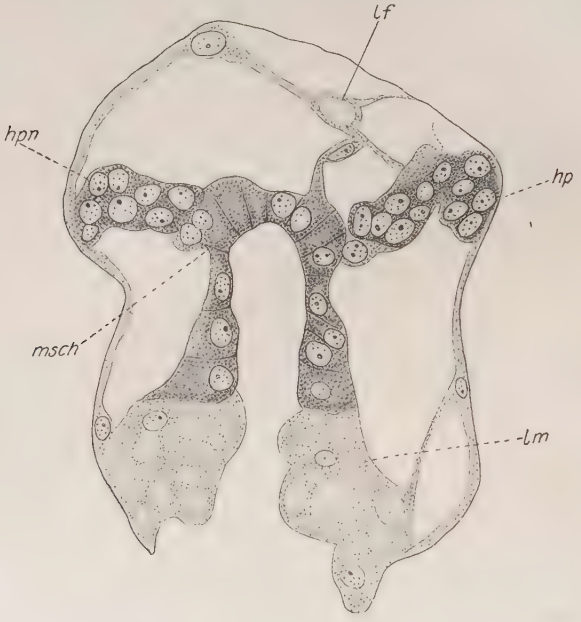

Fig. 24.

Querschnitt durch die hinterste Partie eines *Anodonta*-Glochidiums. *hpn*, gemeinsame Anlage von Herz, Pericard und Niere. Vergr. 400 : 1.

Jugend macht sich gegen die Pole der Spindeln eine körnige Struktur des Plasmas bemerkbar (Fig. 15). Mit den Muskelfasern gleichen Ursprungs sind die schon im vorhergehenden Kapitel erwähnten Myocyten. Sie gleichen ihnen auch sehr im Bau, sind aber im allgemeinen noch schmäler wie die Muskelfasern. In einem Fall, es handelt sich um das Paar, welches sich jederseits von der halben Höhe der inneren Mantelschicht bis zur Ansatzstelle des Adductors hinzieht, ist die Myocytenzelle hingegen vielpolig (Fig. 15). Schierholz hat sechs Paar Myocyten beschrieben und glaubt, daß davon vier Paar ihrer Lage nach konstant seien. Sehr wahrscheinlich sind aber mindestens neun Paar konstant

verlaufende im reifen Glochidium vorhanden. Es ist durchweg Regel, daß sie mit dem einen Ende an symmetrischen Punkten der Larvenschale inserieren und dann ebenso symmetrisch an Punkten des Weichkörpers ansetzen, gleichsam als ob der Weichkörper an einem System von Bändern aufgehängt sei. So sind reichlich versorgt, Fußwulst, seitliche Gruben und Mesodermstreifen (Fig. 24, Fig. 25, Fig. 62 *my*, S. 98). Besonders modifizierte Myocyten sind wahrscheinlich auch die beiden Schließzellen der Schalenhaken, wie sie in Fig. 65, S. 101 *sz* zur

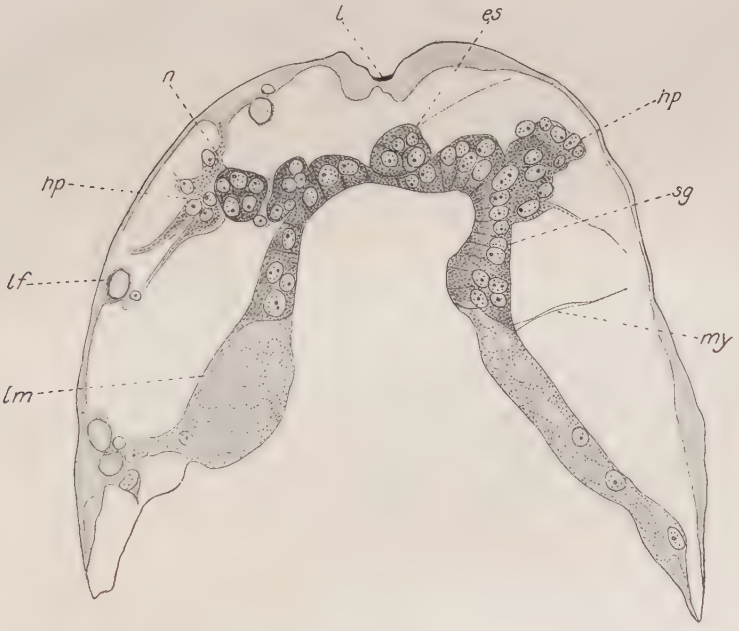

Fig. 25.

Querschnitt durch ein etwas älteres Glochidium. Das Nierenbläschen *n* sondert sich aus der gemeinsamen Organanlage. Vergr. 320 : 1.

Darstellung gelangt sind. Sie haben die Aufgabe im Moment des Anheftens an den Fisch die Haken einzuziehen.

Von den definitiven Bestandteilen des Glochidiums wäre zunächst das äußere Körperepithel zu nennen, das ja auf seine größte Erstreckung hin die äußere Schicht des larvalen Mantels bildet und im Lauf der parasitischen Periode bei der Ausbildung des definitiven Mantels große Bedeutung gewinnt. Es hat eben die Bildung der Larvenschale vollendet und ist daher in seinen Zellelementen stark reduziert. Auf Querschnitten (Fig. 24, 25) erscheint es nur als feiner Plasmasaum in den hin und

wieder ein Kern eingelagert ist. Dichter und massiver werden die Zellen des Epithels an den Schalenrändern. Sie bilden hier gleichsam schlummernde Wucherungszonen des definitiven inneren Mantelepithels.

Erst neuerdings, durch die Untersuchungen von Meisenheimer bei *Dreissensia* und *Cyclas* und durch die Beobachtungen von Harms bei den Unioniden hat das äußere Körperepithel als vermeintlicher Bildungsherd der paarigen ectodermalen Anlage von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen weiter an Bedeutung gewonnen. Ich muß gestehen, daß mir die einwandfreie Isolierung dieser Primitivanlage im *Anodonta*-Glochidium außerordentliche Schwierigkeiten bereitet hat. Der Grund dafür ist

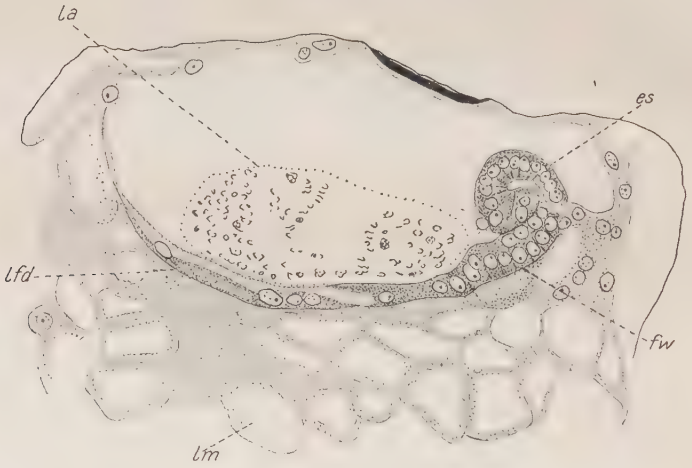

Fig. 26.

Medianer Sagittalschnitt durch ein reifes Glochidium. *es*, Entodermsäckchen; *fw*, Fußwulst; *lm*, larvale Mantelzellen. Vergr. 208 : 1.

zu suchen in den engen Beziehungen, die schon mit Beginn der Einfaltung des larvalen Mantels zwischen ectodermaler Anlage und Mesodermstreifen bestehen. Die Mesodermstreifen, welche bei der jungen Larve noch frei nach vorn oben vom Entodermsäckchen in die primäre Leibeshöhle ragen, erfahren bei der Einfaltung oder im Verlauf der weiteren Ausbildung des Glochidiums eine starke Umlagerung. Sie ziehen nunmehr vom hinteren Pol des Entodermsäckchens zu beiden Seiten der seitlichen Gruben nach hinten (Fig. 25, S. 37). Bei der Wichtigkeit, welche diese Verhältnisse für die Ableitung oben genannter Organe besitzen, sei hier auf eine ausführliche Darstellung verzichtet. Man vergleiche im Kapitel von der Organbildung den besonderen Ab-

schnitt 8. »Gemeinsame Anlage von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen.« (S. 117.)

Die seitlichen Gruben (Fig. 22 *sg*) besitzen im reifen Glochidium ein ansehnliches Lumen. Ihre Ränder wölben sich besonders seitlich stark über dasselbe hinweg (Fig. 25, S. 37). Wie wir später noch sehen werden, gehen aus ihnen die Kiemenpapillen hervor. Beim überwinterten Glochidium findet man mitunter schon in der dorsalen Wand der Gruben die ersten Anlagen von Cerebral- und Visceralganglion (Fig. 25).

Mitten zwischen den seitlichen Gruben liegt etwas nach vorn gerückt der Fußwulst (Fig. 22, S. 34 *fw*). Er überdeckt bei normaler Stellung der Larvenschale gerade das Entodermsäckchen. Hat die Larve hingegen die Schalen weit aufgeklappt, so verlagert sich das Entodermsäckchen in eine, gewöhnlich in die linke, Schalenhälfte (Fig. 22). Es wurde schon am Eingang dieses Abschnittes darauf hingewiesen, daß wir wahrscheinlich den Fußwulst als eine einheitliche, der Oralplatte entstammende Anlage aufzufassen haben. Man vergleiche den Sagittalschnitt Fig. 26 *fw*. Ohne eine Unterbrechung gehen die Zellen des Fußwulstes in die der Larvenfadendrüse über. Auch fand ich auf Schnittbildern außer einer leichten Einsenkung am Vorderrand des Fußwulstes keine Spur einer besonderen Mundschildgrube (Schierholz) oder Mittelschildtasche (Flemming).

Das Entodermsäckchen (Fig. 26 *es*) ist im Vergleich mit Fig. 16 S. 28 wesentlich weiter entwickelt. Es hat sich etwas in die Länge gestreckt und bereitet den Durchbruch des Afters vor.

III. Biologie der parasitären Periode.

Unter allen Gattungen der Unioniden ist bei *Anodonta* der Parasitismus weitaus am stärksten ausgeprägt. Das zeigt sich nicht nur im Bau der Larven, sondern auch in den ganzen Verhältnissen, welche die Periode des parasitischen Lebens betreffen.

Übergang zum Parasitismus.

1. Wirt.

Leydig beobachtete die ersten parasitierenden Larven an Cypriniden, vor allem am Spiegelkarpfen. Schierholz fand sie am häufigsten am Barsch, Faussek am Stint. Die ausführlichste Liste über das Vorkommen in der Natur verdanken wir Hazay. Er gibt an:

Perca fluviatilis, *Acerina cernua*, *Acerina Schraetzer*, *Cyprinus carpio*, *Rhodeus amarus*, *Carassius vulgaris*, *Tinca vulgaris*, *Leuciscus virgo*.

Cottus gobio und *Squalius cephalus*. Georg Wegener erweiterte diese Liste nach seinen Befunden im Pregel und im frischen und kurischen Haff für *Unio*-Glochidien um: *Alburnus alburnus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Gasterosteus pungitius*. *Anodonta*-Glochidien fand er außer an zwei oben genannten Wirten noch an *Esox lucius*. (Nr. 56 S. 252.)

Wie die Übersicht zeigt, handelt es sich zumeist um schlammliebende Fische oder doch solche, die bei der Nahrungssuche dicht über den Untergrund hinstreichen. Für künstliche Infektionen verwandte Harms mit gutem Erfolge kleinere Weißfische und Elritzen. Auch mir haben sie gute Dienste geleistet. Die besten Erfolge erzielte ich jedoch an einem etwa 20 cm langen Hecht. In zwei kurz nacheinander folgenden Infektionen lieferte er weit über 1000 Najaden. Verschiedentlich habe ich auch größere Mengen von Stichlingen benutzt; sie sind aber wegen der mannigfachen Erkrankungen nicht zu empfehlen. Die interessantesten Versuche dieser Art hat Faussek angestellt. Es gelang ihm nicht nur, am Barsch, Ukelei und Neunauge Infektionen durchzuführen, sondern auch am Axolotl und Proteus. Bei Kaulquappen von Rana und Pelobates gelang die Infektion in gleicher Weise; im Lauf der Entwicklung wurden aber die Larven — wahrscheinlich infolge der Häutung — wieder abgeworfen.

2. Die Art der Anheftung.

In der Regel heften sich die *Anodonta*-Glochidien vermöge ihrer Größe an den Flossen fest. Man trifft sie jedoch auch an den Kiemen, den Kiemendeckeln, am ganzen Bauchepithel, an den Lippen an, überhaupt an jeder Stelle des Fisches, die imstande war, auf die feinen Sinneshaare einen Berührungsreiz auszuüben. Wie gelangen sie dorthin? Bei künstlichen Infektionen zwingt man durch einen niedrigen Wasserstand die Fische dicht über den Boden des Gefäßes hinzustreichen; man befördert auch noch durch Rühren oder ausströmende Wasserstrahlen eine feine Verteilung der Larven über den verfügbaren Raum. Ähnliche Vorgänge werden sich in der Natur abspielen. Die Fische gehen auf dem Grund der Gewässer ihrer Nahrung nach und wirbeln durch ihre Eigenbewegung oder durch den Strom des Atemwassers die dort flottierenden Glochidienmassen auf. Sowie die Sinneshaare mit irgend einem Teil des Fisches in Berührung kommen, findet eine heftige Kontraktion des larvalen Adductors statt und die Haken schlagen sich tief in die Epidermis der Wirtes ein. Häufig umklammert das Glochidium dabei einen Flossenstrahl, wie es Fig. 64, S. 100 und Fig. 45, S. 70 erkennen lassen. Welch wirksames Werkzeug bei der

Anheftung die Schalenhaken sein müssen, zeigt ein Bick auf die Totalfiguren der Larven oder besser noch auf das Querschnittsbild in Fig. 65, S. 101. Zuerst dringt wohl die äußerste, umgebogene Spitze in die Epidermis ein; die scharfen Zähnchen auf der Außenseite reißen dann nach Art der Zähne einer Säge die Wunde möglichst tief auf. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Zähnchen wohl nicht, wie Harms annimmt, als Widerhäkchen funktionieren, die ein vorzeitiges Abfallen verhindern, da sie deutlich, wie auch Harms selbst angibt (Nr. 21, S. 803), gegen die Hakenspitze nach innen und nicht nach außen gerichtet sind, was man von Widerhäkchen erwarten sollte.

Eine wichtige Rolle bei dem Vorgang der Anheftung spielt jedenfalls auch noch der Larvenfaden. Bis auf Lillie deutete man ihn ausschließlich als ein Kleborgan, das ein Anheften an den Fisch auch dann schon bewerkstelligen sollte, wenn die Haken das Epithel noch nicht erreichen konnten. Schierholz gibt an, daß sich die Glochidien mit dem Klebfaden auch an Steinen und Pflanzen auf dem Boden der Gewässer festheften, damit sie nicht, in Vertiefungen und Spalten versunken, von vorneherein der Möglichkeit einer Infektion entzogen blieben. Weit sicherer und auch heute noch allgemein anerkannt ist die Beobachtung, daß die Larvenfäden der reifen Glochidien, wenn sie als schleimige Masse ausgestoßen werden, oft ineinander verflochten sind. Gelingt es nun einem, sich an einen Fisch festzuheften, so zieht er eine ganze Kette anderer hinter sich her. In den Aquarien bemerkt man mitunter noch tagelang nach der Infektion, wie die Fische solche Stränge nachschleppen und dadurch den Glochidien eine weitgehende Möglichkeit, auch noch zum Parasitismus zu gelangen, gewähren. Schierholz vermutet noch eine weitere Bedeutung des Larvenfadens. Er sagt (Nr. 51, S. 18): »Möglicherweise findet nebenbei eine Resorption des Fadens statt, so daß die einer direkten Nahrungsaufnahme noch unfähige Larve sich so eine Zeit lang zu ernähren vermag.« Im Gegensatz dazu halten Lillie und neuerdings auch Lefevre und Curtis die Larvenfadendrüse für ein Exkretionsorgan. Die Verwendung als Klebfaden betrachtet Lillie nur als sekundäre Funktion. »Its primitive function, both ontogenetically and phylogenetically was probably excretion.« (Nr. 43, S. 53, 54.) Er bringt sie direkt in Parallele mit der Urniere der Trochophora, wenn er weiter sagt: »If its function be not that of excretion in the strict sense of the word, we would have the anomaly of an active larva without any provision for the excretion of waste products«. Die feste Form des Exkrets in Gestalt des hyalinen Larvenfadens hält er für eine Anpassung an den langen Aufenthalt

der bereits reifen Larven in der Dotterhaut. In löslicher Form würde hier das Exkret nur schädlich wirken. Lefevre und Curtis, die besonderes Gewicht darauf legen, daß sich der Larvenfaden nach dem Platzen der Dotterhaut im Wasser sehr bald löst, erhoffen weitere Gesichtspunkte von einem vergleichenden Studium aller ihnen zur Verfügung stehenden Larvenformen, insbesondere verfolgen sie die Frage, ob nicht bei den, einen Larvenfaden entbehrenden Glochidien, eine der Drüse homologe Bildung auftritt.

3. Die Cystenbildung.

Die ersten sorgfältigen Beobachtungen über den Verlauf der Cystenbildung machten Faussek und Harms. Neuerdings haben Lefevre und Curtis mit ihrer Schülerin Young sich eingehender mit diesem Vorgang befaßt und insonderheit auch der Frage ihre Aufmerksamkeit zugewandt, ob das Glochidium nicht etwa durch einen chemischen Reiz die Cystenbildung verursache oder befördere. Vorläufig waren ihre Ergebnisse negativ und so bleibt die alte Anschauung zu Recht bestehen, daß es sich bei der Cystenbildung im wesentlichen um eine Wundheilung handle.

Schon bei der Betrachtung der Schalenhaken und ihrer Wirkungsweise wurde darauf aufmerksam gemacht, daß die Zähnchen tiefe Furchen ins Fischepithel einsägen müßten. Es ist leicht vorstellbar, daß in diesem Falle der Reiz zur Wundheilung, d. i. zur Neubildung des verletzten Epithels weit größer ist als wenn das Glochidium nur locker aufsäße oder nur die Hakenspitzen eingedrungen wären. Wahrscheinlich greifen die Epithelschollen schon gleich nach dem Anheften über die Ränder des Glochidiums hinweg. Bei der beginnenden Heilung schieben sie sich langsam über die Schalendecken vor, bis sie über der Schloßlinie zusammentreffen, hier mit einander verschmelzen und damit die Cystenbildung vollenden. Dieser Vorgang wird aufs schönste durch die von Lefevre und Curtis gegebenen Totalbilder illustriert. Daisy Young (Nr. 57) hat ihn histologisch genau verfolgt. Für die Dauer desselben gibt Harms bei *Anodonta* 10—12 Stunden an, was vielleicht etwas zu hoch gegriffen ist.

Die Zeit des Parasitismus.

Sobald das Glochidium sein Ziel erreicht hat, tritt eine Rückbildung all der Organe ein, die eigens zur Erlangung desselben dienten.

Am schnellsten sind die Sinneshaare verschwunden, dann folgen Larvenfadendrüse, Larvenfaden, der larvale Adductor und schließlich noch die ganze innere Hälfte des larvalen Mantels. Schritt für Schritt erfolgt gleichzeitig der Aufbau der Najade. Während diese Vorgänge in ihren Einzelheiten im morphologischen Teil dieser Arbeit behandelt werden sollen, seien hier die Fragen erörtert, wie sich die werdende Muschel während ihrer Umwandlung ernährt, welchen schädlichen Einflüssen sie in dieser Lebensperiode ausgesetzt ist und endlich, wie lange sie überhaupt in diesen fremdartigen Verhältnissen beharren muß, bis sie in ihr eigentliches Element, den Schlamm der Gewässer gelangt.

1. Ernährung.

Die Beobachtungen über die Ernährung der parasitierenden Larven sind in übereinstimmender Weise von Faussek und Harms gemacht. Während ersterer nur *Anodonta*-Larven untersuchte, berücksichtigte letzterer auch *Unio* und *Margaritana*. Zu Beginn des Parasitismus besteht der Darm des Glochidiums nur aus dem kleinen blindgeschlossenen Entodermsäckchen (vgl. Fig. 16, S. 28; Fig. 26, S. 38), das keiner Nahrungsaufnahme fähig ist. Stellvertretend übernehmen auf intracellulärem Wege zunächst die großen Zellen der inneren Hälfte des embryonalen Mantels diese Funktion. Die erste Nahrung besteht aus abgestorbenen, in der Mantelhöhle des Glochidiums eingeschlossenen Resten des Fischepithels, aus zerfallenen Leucocyten, die der Fisch zur Wundstelle sandte. Diesem Detritus senden die embryonalen Mantelzellen pseudopodienartige Fortsätze (Fig. 60 *pf*, S. 97) entgegen und saugen ihn auf. Je weiter im Verlauf der Entwicklung die definitiven Mantelzellen vordringen, um so mehr werden die embryonalen zu dem sogenannten »pilzförmigen Körper« (Fig. 31, S. 58; Fig. 45, S. 70) zusammengedrängt. Letztere haben dabei längst die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme verloren und unterliegen selbst einem Zerfall. Wie schon Faussek angab, nehmen jetzt freie Mesodermzellen in Gestalt von Phagocyten an der Ernährung Anteil. In Fig. 65 *ph*, S. 101) zum erstenmal, und später noch oft, sind sie auf den Schnittbildern zu sehen. Gegen Ende der parasitischen Periode ist auch der Darm vollständig zur Ausbildung gelangt und damit die Möglichkeit der regulären Nahrungsaufnahme gegeben.

Die Nahrung besteht zum Schluß nur noch aus zerfallenen Leucocyten, den Resten der embryonalen Mantelzellen und einer lymphatischen Flüssigkeit, die das ganze Glochidium umspült.

2. Schädliche Einflüsse.

a. Von Seiten des Wirts.

Die Einwanderung der Leucocyten des Fisches verläuft nicht immer für das parasitierende Glochidium so günstig, wie es im vorhergehenden Kapitel beschrieben wurde.

Nach Faussek dringen sie mitunter massenhaft in die Cyste und Mantelhöhle des Glochidiums ein. Hier zerfallen sie alsbald und bilden dabei eine Flüssigkeit, die infolge ihrer giftigen Wirkung die Larve abtötet. Häufiger noch soll eine andre Art der Vernichtung auftreten. Die Anheftungsstelle wird zum Herd einer Entzündung. Die Cysten füllen sich mit einem ödematösen Exsudat und abgestorbenen Leucocyten. Das Gewebe der Cyste wird auseinander gezerrt und nimmt netzförmigen Charakter an. Darauf zerfällt das Glochidium, seine Reste lösen sich in der lymphatischen Flüssigkeit auf, die dann vom Fisch resorbiert wird. Diese Resorption findet auch im ersten Falle statt. Allein die hornige Larvenschale bleibt von dem Zerstörungsprozeß unberührt; sie bleibt noch längere Zeit in der Haut des Fisches, wird aber schließlich als toter Fremdkörper abgestoßen. Es wird von Faussek noch besonders hervorgehoben, daß es sich bei der Zerstörung der Larven nicht um eine echte Phagocytose von seiten des Fisches handelt. Die durch den Zerfall der Leucocyten gebildeten »cytolytischen Substanzen« stellen spezifische Zellgifte dar und bewirken das Absterben. Erst bei der Resorption der Zerfallsprodukte tritt Phagocytose auf.

Faussek glaubt, daß bei der Vernichtung der Larven der Zerfall des larvalen Adductors insofern von großer Bedeutung sei, weil sich nunmehr die Schale weiter öffnete und die Larve dem eindringenden Exsudat ohne eine Möglichkeit von Widerstand preisgegeben sei. Demgegenüber muß ich mit Harms betonen, daß die durch Agglutinieren der Fasern eingeleitete Auflösung des larvalen Adductors ein ganz normaler Vorgang ist, der sich immer im Verlauf der parasitären Entwicklung abspielt (vgl. S. 93 und Fig. 61, S. 97). In gesundem Zustand wird schon die Cyste dem Glochidium genügend Halt gewähren; erst wenn diese krankhaft erweitert ist, wird ein vorzeitiges Öffnen der Larvenschale möglich.

b. Von Seiten äußerer Parasiten des Wirts.

Haut- oder Kiemenparasiten der Fische können auf direktem und indirektem Wege den parasitierenden Larven mitunter recht gefährlich

werden. Besonders zeigt sich das bei künstlichen Kulturen. Harms nennt als Schädlinge für *Unio* und *Margaritana*-Zuchten *Costia necatrix* und *Cyclochaeta domerguei*. In meinen Aquarien traten zeitweise Fischkrankheiten auf, deren Erreger wahrscheinlich von Stichlingen, die aus einem schmutzigen Wasser stammten, eingeschleppt wurden. Es handelte sich teils um die durch *Gyrodactylus elegans* verursachte *Gyrodactylus*-Seuche, teils um Beulenkrankheiten, die von Pilzen und Myxosporidien herrührten. (Vgl. näheres bei Schmidt, Das Aquarium [Natur und Geisteswelt, Nr. 335] S. 49—54.)

Zeitpunkt und Dauer der parasitären Periode.

Über den Zeitpunkt des Parasitismus der *Anodonta*-Glochidien in der Natur bestehen in der Literatur nur geringe Angaben. Schierholz fand Anfang April Barsche und Kaulbarsche damit besetzt. Hazay beobachtete sie im März und April, ferner aber auch im August und September. Letztere Angabe, die noch weiterer Bestätigung bedarf, berührt wieder die Frage nach der zweiten Brunst bei *Anodonta piscinalis*. Sie soll hier nicht weiter erörtert werden, da dies schon bei der Betrachtung der Brunstzeit (S. 14) geschah.

Die Dauer des Parasitismus in der Natur läßt sich begreiflicherweise kaum verfolgen. Schierholz nimmt auf Grund seiner Beobachtungen an, daß sie höchstens 4—5 Wochen betrage.

Erst durch die künstlich ausgeführten Infektionen sind genauere Beobachtungen möglich geworden. Wir wissen jetzt, daß je nach den Verhältnissen für *Anodonta*-Larven die äußerst schwankende Zeit von 12—80 Tagen für die Umwandlung zur Najade erforderlich ist. Als beeinflußende Faktoren sind in erster Linie die Temperatur, die Ernährung, auch das Wohlbefinden der Wirte zu nennen. Es ist jedoch auch die Jahreszeit nicht ohne Einfluß. Die ersten ausführlichen Angaben finden wir bei Schierholz (Nr. 51, S. 20, 21). Harms gab zuerst genauere Daten, die den Einfluß der Temperatur deutlich machen. Bei 20° C. Zimmertemperatur schlüpften die Najaden nach 12, bei 16—18° nach 21, bei 8—10° erst nach 77 Tagen aus. Folgende Tabelle (S. 46) veranschaulicht einige bei meinen Versuchen gewonnene Ergebnisse.

Der Unterschied in der Dauer der parasitischen Periode, den die Larven einer Infektion aufweisen, erklärt sich wahrscheinlich aus der Verschiedenartigkeit der Ernährungsbedingungen, denen sie während dieser Zeit unterworfen waren. So wird die Ernährung in den stark durchbluteten Kiemen eine weit bessere sein, als etwa an einem Flossenstrahl

Tag der Infektion	Durchschnittstemperatur C	Freiwerden der Najaden	Dauer des Parasitismus Tage	Wirt	
21. XII. 1910	10,2	16. II. 1911	55	*Gasterosteus aculeatus*	
18. I. 1911	11,3	7.—9. III. 1911	47–49	*Leuciscus rutilus*	
25. I. »	11,6	25.—31. III. »	58—64	»	
16. III. »	11,8	20.—22. IV. »	34—36	»	
4. IV. »	8,5	13.—24. V. »	39—50	*Esox lucius*	Im Keller gehalten

oder gar an einem Stachel von *Gasterosteus aculeatus*. Besonders auffällig läßt der, in der Tabelle zuletzt angeführte Fall den Zeitunterschied erkennen. Es handelt sich hier um eine Infektion, die sowohl die Kiemen, als auch die Flossen und andre äußere Teile eines 20 cm langen Hechtes betraf. In zwei Hauptschüben, die zu Beginn und Ende der Zeit vom 13. —24. Mai lagen, wurden die jungen Najaden abgeworfen. Bei einer reinen Kiemeninfektion liegt, wie schon Harms, auch Lefevre und Curtis angegeben haben, das Maximum des Freiwerdens der Larven in der Mitte der Periode der Abwerfung.

Überblickt man die Tabelle als Ganzes, so zeigt sich, daß man den Einfluß der Temperatur nicht überschätzen darf. Abgesehen vom dritten Beispiel fällt bei den übrigen Beobachtungen ein verhältnismäßig starkes Sinken der Dauer des parasitischen Lebens auf, das zu den geringen Temperaturunterschieden in keinem Verhältnis steht. Hier handelt es sich um den Einfluß der vorgeschrittenen Jahreszeit.

Auch Lefevre und Curtis (Nr. 39, S. 168) schreiben dem Wechsel der Temperatur nicht den Einfluß auf die Dauer des Parasitismus zu, wie ihn Harms vertritt. Sie belegen dies durch eine Reihe äußerst interessanter Daten, die sie an ihrem vielseitigen Material sowohl Haken tragender als auch hakenloser Glochidien gesammelt haben. So brauchten z. B. Glochidien von *Lampsilis ligamentina* bei 19,1° Celsius im März und April 32—36 Tage Parasitismus, während sie bei 17,8° im Februar und März nur 14—21 Tage parasitierten. Dabei war in beiden Fällen die gleiche Fischart als Wirt benutzt worden.

Lefevre und Curtis führen dieses Schwanken in der Dauer des parasitischen Lebens auf wechselnde Ernährung zurück. Leider nehmen sie in ihrer Besprechung keinerlei Rücksicht auf die Beziehungen zwi-

schen Brunstzeit, Brutzeit, Jahreszeit einerseits und die Dauer des Parasitismus anderseits. Solche vergleichend biologischen Betrachtungen über die mannigfachen Formen der amerikanischen Uniodenlarven würden ein wertvolles Hilfsmittel sowohl zum Verständnis der Entstehung ihres Parasitismus als auch der Stammfolge innerhalb der Familie sein.

Gegen Ende der parasitären Periode sind die ersten Lebenszeichen an der werdenden jungen Muschel zu bemerken. Während sie bisher eng von der Cyste umschlossen war, lockert sich jetzt das umgebende Epithel unter den Anstrengungen des schon gut ausgebildeten Fußes immer mehr. Man kann beobachten, wie er von Zeit zu Zeit sich langsam von innen her gegen die Schalenränder vorschiebt, dann aber sehr schnell wieder zurückgezogen wird. Infolge dieser Bewegungsversuche zerreißt schließlich die Cyste und die 0,306 mm lange und 0,292 mm breite junge Muschel fällt frei auf den Boden der Gewässer.

IV. Biologie der jungen Muscheln.

Mit dem Moment, wo die heranwachsende junge Muschel die Cyste des Wirtes verläßt, tritt sie in ein Lebensalter hinein, das F. B. Isely in einer Mitteilung (Nr. 33) als das »Early and later juvenile life«, »das frühe und späte Jugendleben« vom »adult life«, »dem Leben des ausgewachsenen Tieres« unterscheidet. Die obere Grenze des frühen Jugendlebens setzt Isely bei Tieren von 15 mm Länge an. Wenn auch diese Festsetzung an und für sich recht willkürlich ist, so ist doch eine solche Unterscheidung, wie wir im Folgenden sehen werden, durchaus gerechtfertigt. Sie liegt begründet in dem verschiedenartigen biologischen Verhalten der winzigen Najaden und der älteren Muscheln, tritt auch aufs deutlichste hervor bei einem genauen Studium der Entwicklungsvorgänge in der nachparasitären Periode.

Es ist leicht erklärlich, daß es bisher keinem Forscher gelang, eben ausgeschlüpfte Najaden in der freien Natur aufzufinden. Daher gingen alle dazu über, sich das Material dieser Entwicklungsperiode durch künstliche Aufzucht der jungen Muscheln im Laboratorium zu verschaffen. Der jeweilige Erfolg ging Hand in Hand mit dem Grad der Vollkommenheit, mit welchem man die natürlichen Lebensbedingungen nachzuahmen verstand. Braun erhielt sie 14 Tage am Leben, Schmidt 4 Wochen, Schierholz 40 Tage und Harms 6—7 Wochen. Letzterer gibt auch die ausführlichsten Mitteilungen über Zusammensetzung und Pflege seiner Kulturen (Nr. 24, S. 701; Nr. 21, S. 811). Er wählte Lahnschlamm als Untergrund, kochte ihn zuvor aus, um kleine Krebse

und andre Schädlinge der jungen Najaden zu vernichten, sorgte für reichliche Nahrung und gute Durchlüftung. Die Zuchten befanden sich in kleinen Schälchen, die ihrerseits wieder in ein großes, gut eingerichtetes Aquarium hineingestellt wurden. Auch Lefevre und Curtis mit ihrem reichen Material und großen Stab von Mitarbeitern haben solche Zuchtversuche aufgenommen. Es gelang ihnen jedoch, nur Najaden von *Anodonta cataracta* und *Symphonota costata* 1—2 Wochen, solche von *Lampsilis ligamentina* und *subrostata* 6 Wochen lebendig zu erhalten. Das Wachstum in jener Zeit war — wie die beigegebenen Figuren erkennen lassen — verhältnismäßig gering. Sie haben außerdem interessante Masseninfektionen an tausenden von Fischen vorgenommen und sie später im Freien ausgesetzt. Während positive Ergebnisse dieser Versuche noch nicht vorliegen, hatten sie in einem andern Fall einen überaus glücklichen Erfolg. Von einer Reihe künstlich infizierter Fische, die in einem großen, am Grund mit Sand erfüllten Wasserbehälter aufbewahrt wurden, erhielten sie ein junges Exemplar von *Lampsilis ventricosa*, das in der Zeit vom Dezember 1908 bis Dezember 1910 eine Länge von 41 mm und eine Breite von 30 mm erlangte. Wohl infolge mangelhafter Ernährung wuchs es in der Folgezeit kaum mehr. Es ist interessant und Lefevre und Curtis anscheinend noch unbekannt, daß schon Hazay bei einem ähnlichen Versuch auch ein gutes Resultat erzielte. Am 21. August 1879 setzte er einen mit Unionenlarven infizierten Weißfisch in ein Gartenbassin aus und fand am 10. Mai 1880 im Schlamm zwei kleine *Unio tumidus* von 7 mm Länge und 4,5 mm Höhe.

Im Verlauf der vorliegenden Untersuchungen habe ich im Winter und Frühjahr 1910/11 ebenfalls künstliche Zuchtversuche vorgenommen. Trotz sorgfältigster Berücksichtigung aller in Betracht kommenden Faktoren, als da sind, Beschaffenheit des Untergrundes und des Wassers, Zusammensetzung der Nahrung, Temperatur, gelang es nicht, die von Harms erzielte Altersgrenze zu überschreiten. Meine ältesten, im Institut gezogenen Najaden besaßen eine Länge von 0,66 mm und eine Höhe von 0,48 mm (vgl. Fig. 34, S. 62). Nachdem auf diese Weise hunderte von Najaden vergeblich geopfert waren, ging ich schließlich dazu über, die Aquarien mit den Najaden ins Freie auszusetzen. Sieben gewöhnliche Einmachgläser, die je mit etwa 100 Najaden besetzt waren, wurden teils in der Lahn, teils in Teichen der Marburger Umgebung untergebracht. Jedesmal wurde etwas vom betreffenden Untergrund beigegeben und darauf das Glas mit einem feinmaschigen, vernickelten Drahtnetz verschlossen. Nur in einem Fall, das Glas hatte in der Lahn

in $1^1/_2$ m Tiefe im Schatten einer Weide auf schlammigem Grund gelegen, gelang es einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den Versuchen im Institut zu erzielen. Zwar waren die jungen Muscheln kaum älter als 7 Wochen, sie waren aber im Vergleich mit den im Laboratorium gezogenen bedeutend schneller gewachsen. Wie verschieden aber dennoch unter diesen äußerlich so gleichen Umständen das Wachstum fortgeschritten war, beweist am besten eine Übersicht der aus dieser Zucht stammenden Stadien.

Nr.	Länge mm	Höhe mm	Nr.	Länge mm	Höhe mm
1	1,43	0,99	7	2,1	1,53
2	1,59	1,13	8	2,22	1,53
3	1,6	1,07	9	2,29	1,45
4	1,96	1,25	10	2,37	1,61
5	2,06	1,3	11	2,59	1,65
6	2,08	1,41	12	3,13	2,14

Fig. 27 stellt ein Tierchen aus dieser Zucht dar, ebenso Fig. 41, S. 65. Es scheint mir für diesen Erfolg der Umstand nicht unwichtig zu sein, daß die künstliche Infektion der Larven, sowie auch der erste Aufenthalt der jungen Muscheln im Schlamm sich fast gleichzeitig mit den entsprechenden Vorgängen in der freien Natur abspielte. (Die Infektion fand statt am 4. April 1911; am 22. Mai wurden die eben ausgeschlüpften Najaden ausgesetzt und am 3. Juli konserviert). Das Material der früheren Zuchten stammte von Glochidien, die nicht die volle, natürliche Winterruhe genossen hatten. Vielleicht wurde dadurch schon von vornherein die Widerstandskraft, der aus ihnen resultierenden Najaden herabgesetzt.

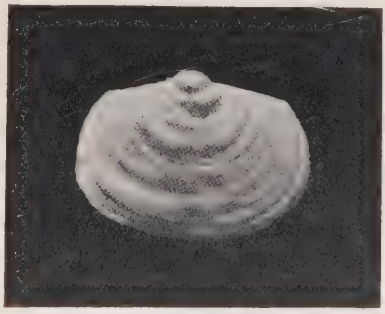

Fig. 27.
Schalenansicht einer 50 Tage alten *Anodonta cellensis* mit dem Wirbel aufsitzender Glochidiumschale. (Länge 2,59 mm, Höhe 1,65 mm.)

Ehe noch von Braun die künstlichen Infektionen eingeführt und mit ihrer Hilfe überhaupt erst eine künstliche Aufzucht der jungen Najaden ermöglicht wurden, verschaffte man sich nach Möglichkeit junge Muscheln durch sorgfältiges Suchen in der freien Natur. Welch schwieriges

Unterfangen dies ist, mag schon allein die Tatsache beweisen, daß man an Stellen, wo hunderte von Anodonten und Unionen sich aufhalten, nur sehr selten Exemplare von 2—3 cm Länge, geschweige denn jüngere Stadien findet.

Pfeiffer (Nr. 44) hat als erster 1826 eine kleine Muschel beschrieben, die noch auf ihren Wirbeln die Glochidienschale aufwies; später haben Kobelt und Heynemann, Hazay, Schierholz und neuerdings auch Isely Funde von kleinen Unioniden gemeldet. Schierholz und Kobelt fanden Anodonten nicht unter 5 mm ,Voinea (Nr. 55) nicht unter 1 cm, ersterer jedoch eine *Unio* von 1,5 mm Länge. Hazay fand eine junge Najade von 2 mm und acht von 3—6 mm Länge.

Während die Funde der älteren Beobachter — außer bei Schierholz, der an einer kleinen *Anodonta* schon die Bildung der inneren Kieme richtig beobachtete —, kaum eine Untersuchung auf die innere Organisation erfahren haben, auch die Oberflächenbilder, wenn sie überhaupt gegeben sind, nur wenig Genaues erkennen lassen, sind von den schönen Funden Iselys gewiß wertvolle Mitteilungen über die postparasitäre Entwicklung zu erwarten. Er fand im ganzen 25 junge Unioniden, darunter als kleinste eine *Anodonta imbecillis* von 7,1 mm Länge, 3,5 mm Höhe und 1,1 mm Breite.

Da wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit sich sämtliche Muttertiere der Glochidien entledigt hatten, also weitere Zuchtversuche unmöglich geworden waren, sah ich mich seinerzeit ebenfalls genötigt, mir weitere Entwicklungsstadien durch Suchen im Freien zu verschaffen. Nach langen vergeblichen Versuchen, die darin bestanden, Schlamm aus allen Tiefen der muschelhaltigen Gewässer heraufzuholen und ihn aufs sorgfältigste durchzusieben, gelangte ich endlich durch einen glücklichen Zufall in den Besitz wertvoller Stadien von *Anodonta* und *Unio*. Infolge eines Wehrbruches sank am 27. und 28. Juni 1911 der Lahnspiegel plötzlich um nahezu 2 m. Auf den nunmehr weithin freiliegenden Uferstrecken fand ich die nachstehend verzeichneten jungen Muscheln (s. S. 51):

Eine der kleinen Anodonten ist in Fig. 42, S. 66 abgebildet. Ich fand sie beide an einer seichten sonnigen Stelle in kaum 2 m Abstand von einander. Wahrscheinlich handelt es sich um Geschwister, die an ein und demselben Fisch parasitierten und gleichzeitig abgeworfen wurden.

Nach der schon oben näher bezeichneten Frühjahrsüberschwemmung konnten auf Sandbänken der Lahn noch eine große Anzahl älterer Stadien von *Anodonta* von 15 mm Länge an aufwärts gesammelt wer-

Nr.	Muschel	Länge mm	Höhe mm	Breite mm
1	*Anodonta*	5,7	3,4	—
2	»	5,7	3,2	—
3	*Unio*	7	4	2,5
4[1]	»	7,7	4,2	2,7
5	»	7.8	4,7	3,3
6	»	7,9	4,5	3,1
7	»	9,4	5,2	3,5
8[1]	»	12,5	7,0	5

den. Es sind zum größten Teil zwei und dreijährige Tiere. Von jüngeren Tieren fand ich bei dieser Gelegenheit nur leere Schalenexemplare.

Mit Absicht wurde dieser ausführliche Abschnitt über die Materialbeschaffung aus der Zeit der frühen Jugendperiode den eigentlich biologischen Betrachtungen über dieses wichtige Lebensalter vorangestellt. Er gibt uns einen Begriff von der Lückenhaftigkeit des entwicklungsgeschichtlichen Materials jener Periode und läßt dadurch auch am besten erkennen, wie gering bisher überhaupt die Möglichkeit war, sichere biologische Daten darüber zu sammeln.

Es muß Isely das Verdienst zugesprochen werden, zum erstenmal zusammenhängend die Lebensbedingungen und Gewohnheiten der jungen Muscheln betrachtet zu haben. Auch Lefevre und Curtis stützten sich ganz auf seine Thesen, die er auf Grund seiner Untersuchungen aufgestellt hat. (Nr. 33, S. 79; Nr. 38, S. 178.) Isely beschäftigt sich fast ausschließlich mit der Frage nach dem Aufenthaltsort und berücksichtigt dabei die Bedingungen, die zu einem guten Fortkommen unerläßlich sind. Er kommt zu dem Resultat, daß dort, wo Sauerstoff und Nahrung ausreichen, der Wassergehalt nur geringen Einfluß auf die Entwicklung hat. Weit größere Bedeutung habe die Beschaffenheit des Untergrundes. Während er Triebsand und Schlick (»silt«) verwirft, hält er groben Kies für sehr günstigen Untergrund. Er fand nämlich die jungen Tierchen in 1—2 Fuß Tiefe sämtlich mit Hilfe ihres Byssus an kleinen Steinen festgeheftet und glaubt mit dieser Beobachtung »den Schlüssel für die Gewohnheiten und die Ökologie« der jungen Stadien zu besitzen. Das ist nun auf unsere europäischen Unioniden, insbesondere auf die jungen Anodonten kaum zu übertragen, da sie ja schon die Byssus-

[1] Nr. 4 und 8 wurden erst am 12. I. 1912 nach einer Überschwemmung gesammelt.

drüse bei einer Länge von 2,06 mm verlieren (s. S. 88) und es nicht einmal feststeht, ob letztere überhaupt vorher funktionsfähig ist. Wenn es heißt, hinter das Geheimnis des Aufenthaltes der jungen Muscheln zu kommen, scheint mir die Frage nach dem Untergrund, auf dem sie leben und gedeihen können, zunächst auch von untergeordneter Bedeutung zu sein. Wichtiger erscheint es mir, hinzuweisen auf die engen Beziehungen, die zwischen dem Aufenthalt der Fische zur Zeit des Parasitismus und dem Vorkommen der jungen Muscheln bestehen müssen. Die Lösung wird darin liegen, möglichst genau die Gewohnheiten der Fische in jener Zeit zu studieren, wie es auch Hazay schon hervorgehoben hat. Die eigenen Funde, mit Ausnahme der nach dem Hochwasser gemachten, weisen deutlich darauf hin. An schönen sonnigen Stellen, zwischen Schilf und anderen Wasserpflanzen, unterhalb von Mühlwehren, wird man die jungen Muscheln vor allem zu suchen haben, da sich dort die Fische gern und in Mengen aufzuhalten pflegen. Man darf sich allerdings nicht verhehlen, daß sie auch auf ihren Streifzügen die jungen Najaden überall umherstreuen werden. Solche Tierchen müssen dann gewiß oft große Wanderungen unternehmen, um an Stellen mit günstigen Lebensbedingungen zu gelangen, wenn sie nicht schon vorher zu grunde gehen. Wandern die jungen Muscheln überhaupt, sind sie fähig sich über größere Strecken zu bewegen? Daß, letzteres der Fall ist, darin sind sich alle die einig, welche junge Najaden aufgezogen haben. Fühlen sich die Najaden wohl, so wandern und klettern sie lebhaft im ganzen Aquarium herum. Es ist ein überraschender Anblick, zu sehen, wie sie langsam den langen Kriechfuß zwischen den Schalenhälften hervorschwellen lassen — die Flimmern, welche die Fußspitze dicht bedecken, in voller Tätigkeit — bis schließlich die größte Ausdehnung erreicht ist, die Bewegung stockt und mit einem plötzlichen Ruck der ganze Körper nachgezogen wird. (Bewirkt wird die Vorwärtsbewegung durch eine heftige Kontraction des vorn an der äußersten Spitze vorher festgehefteten Fußes; [vgl. Fig. 37, S. 63].) Kaum ist der Fuß in der Schale verschwunden, da beginnt das eben geschilderte Spiel von neuem. Bis zu welchem Alter diese Tätigkeit fortdauert, entzieht sich vorläufig noch unsrer Kenntnis. Sie nimmt bei den in der Gefangenschaft gehaltenen Najaden früh ab, wahrscheinlich infolge der ungünstigen Lebensbedingungen, denen sie unterworfen sind. Die im Freien gezogenen Tiere (bis über 3 mm lang) hinterließen im fein verteilten Schlamm auf dem Boden flacher Glasschalen noch recht beträchtlich lange Kriechspuren. Im allgemeinen wird die Bewegung nachlassen, je mehr der Fuß die gedrungene, beil-

förmige Gestalt annimmt, die dem ausgewachsenen Tier mit seinen trägen Bewegungen zu eigen ist.

Wenn somit die Möglichkeit der Bewegung für junge Muscheln erwiesen ist, auch darauf hingewiesen wurde, daß die Art einer eventuellen Wanderung ganz und gar abhängig ist von dem Ort, an welchem die Muschel vom Fisch ausgesetzt wurde, so wissen wir über die wirklichen Vorgänge in der Natur fast gar nichts. Das hat seinen Grund darin, daß nicht einmal genau bekannt ist, wo die ausgewachsenen Muscheln den Winter über weilen, wo sie ihre Glochidien ausstoßen und demgemäß die Fische sich infizieren können. Im großen und ganzen dürfte in den Jugendjahren für *Anodonta* eine Wanderung aller Individuen zu den Uferrändern der Teiche und Flüsse wahrscheinlich sein, denn dort sind sie vom vierten oder fünften Lebensjahr an in großen Scharen anzutreffen.

Über die Nahrung der jungen Muscheln sind wir besser unterrichtet. Schon Harms gibt (Nr. 21, S. 810) an, daß sie aus Kieselalgen, Infusorien und abgestorbenen Pflanzenteilen bestehe. Besonders die Diatomeen scheinen reichlich daran beteiligt zu sein. Sowohl in Totalpräparaten als auch auf Schnittbildern habe ich oft Magen und Darm dicht mit Kieselpanzern angefüllt gesehen (Fig. 91). Der Nahrungsbrei, der sich bei den lebenden Tierchen in beständiger Rotation befindet, ist bald von gelbbrauner, bald von grüner Farbe.

In bezug auf Alter, Wachstum und Form der jungen Muschel, sei auf das Kapitel Schalenentwicklung (S. 62) verwiesen. Ich hoffe nach weiterer Vervollständigung meiner Schalensammlung noch genauere Angaben hierüber machen zu können.

V. Die Umwandlung des Glochidiums in die ausgebildete Muschel.

Auf zweierlei Weise kann man die Entwicklungsgeschichte eines Organismus beschreiben. Die erste Methode betrachtet ihn auf jeder Entwicklungsstufe in seiner Gesamtheit, die zweite zergliedert den Organismus in die einzelnen Organe und verfolgt nacheinander ihre Entwicklung. Für die Embryonalentwicklung ist die erste Methode durchaus die gegebene und auch leicht anwendbare. Für spätere Stadien läßt sie sich nur mit großer Mühe durchführen, wenn man eine weitgehende Genauigkeit der Darstellung erreichen will. Zudem drängt auch die vergleichende Entwicklungsgeschichte, der vergleichenden Anatomie folgend, immer mehr darauf hin, im Vergleich der Ontogenie der einzelnen Organe die Brücken für die Phylogenie der ganzen Formen zu entdecken. Allein schon aus diesem Grunde können wir heute die ge-

sonderte Darstellung der Organbildung nicht mehr entbehren. Dennoch, so scheint mir, darf in der Entwicklungsgeschichte eines Tieres, zumal wenn sie seiner allgemeinen Monographie eingegliedert werden soll, der Überblick über die Entwicklung der ganzen Form nicht fehlen, wenn anders über dem Zergliedern und Spezialisieren das Verständnis für die morphologische und biologische Einheit der einzelnen Entwicklungsstadien nicht verloren gehen soll. Im vorliegenden Fall dürfte eine solche Übersicht doppelt gerechtfertigt sein, da der Parasitismus der Glochidien eine in sich abgeschlossene Entwicklungsperiode bedingt, die zwar morphologisch beim Übergang zum freien Leben kaum hervortritt, demnach in einer ausschließlichen Darstellung der Organbildung nicht zum Ausdruck käme, und dennoch vom biologischen Gesichtspunkt aus für die junge Muschel einen tiefgreifenden Wechsel bedeutet.

1. Die Entwicklungsvorgänge zur Zeit des parasitischen Lebens.

Die Periode des parasitischen Lebens ist im allgemeinen gekennzeichnet durch eine allmähliche, aber vollständige Reduktion der larvalen Bestandteile des Glochidiums, der eine immer mehr sich entfaltende Ausbildung der definitiven Anlagen gegenübersteht. Bei den frühen Stadien dieses Lebensabschnittes überwiegt die Reduktion in starkem Maße.

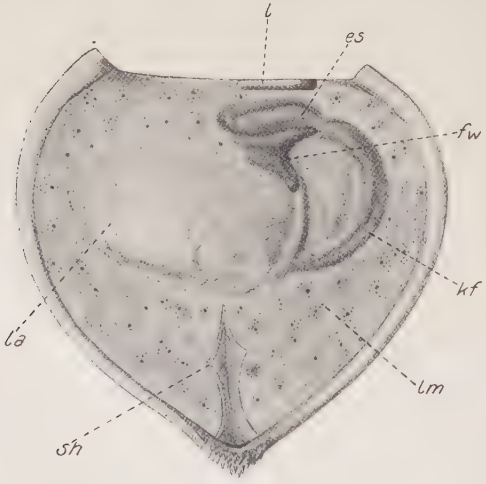

Fig. 28.

Glochidium [nach] 4 Tagen parasitischen Lebens, von der linken Seite gesehen. *es*, gestrecktes Entodermsäckchen; *kf*, Kiemenfalte am Rand der erweiterten seitlichen Gruben; *l*, inneres Ligament. Vergr. 168 : 1.

Bei der in Fig. 28 abgebildeten Larve, die nach viertägigem Parasitismus konserviert wurde, sind die vier Paar Sinneszellen schon vollständig, auch die Larvenfadendrüse zum größten Teil verschwunden. Der Larvenfaden selbst bleibt zwar noch länger bestehen (Fig. 61/75 *lf*, S. 97, 116) und fällt erst einer allmählichen Resorption anheim. Viel umfassender ist die Rückbildung, welche die larvalen Mantelzellen betrifft. Schon in dem Abschnitt über die Er-

nährung der parasitierenden Larve (S. 43) wurden ihre biologisch so wichtigen Umwandlungen geschildert, wohingegen die feineren Veränderungen im histologischen Bau erst weiter hinten (S. 69 ff.) erörtert werden sollen. Hier interessiert uns vor allen Dingen, daß sich neben dem histolytischen Zerfall, infolge der Entwicklung der definitiven Organe ein rein mechanischer Verdrängungsprozeß abspielt. Am Stadium der Fig. 28 sind im Vergleich mit dem Glochidium (Fig. 22, S. 34) bereits wesentliche Veränderungen der Primitivanlagen zu bemerken. Das Entodermsäckchen (*es*) hat sich stark nach vorn gestreckt und läßt deutlich die Anlage des Enddarms und Afters erkennen. Aus

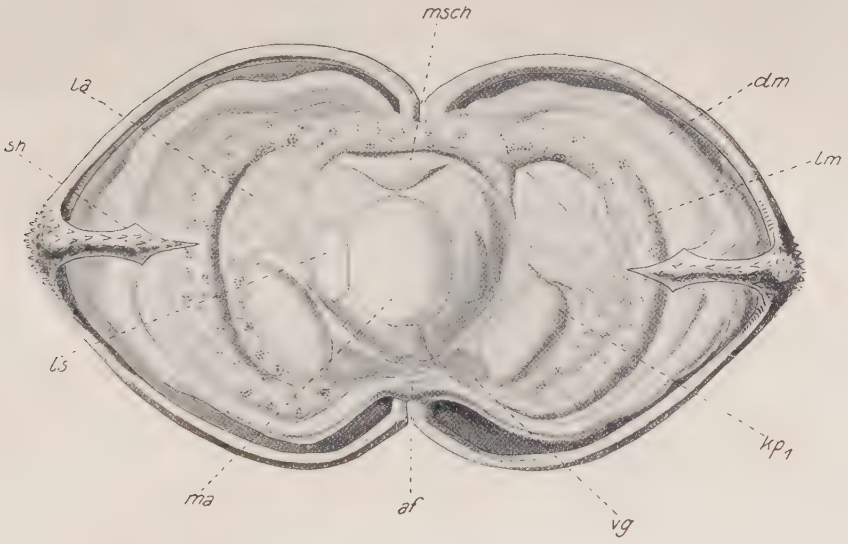

Fig. 29.

Glochidium nach 13 Tagen parasitischen Lebens (ventrale Aufsicht). *dm*, definitive Mantelzellen, *lm*, Reste der larvalen Mantelzellen, *la*, Reste des larvalen Adductors; kp_1 erstes Kiemenpapillenpaar; *ma* + *ls*, Magon mit Lebersäckchen; *af*, After; *vg*, Visceralganglion. Vergr. 168 : 1.

den seitlichen Gruben haben sich zwei Flügel mit seitlich erhabenen Rändern *kf* gebildet, welche die larvalen Mantelzellen vor sich herdrängen. Auf der Mittellinie zwischen beiden liegt, teils unter dem larvalen Adductor die junge Anlage des Fußes, d. h. der weiter entwickelte Fußwulst des Glochidiums. Nur auf Schnitten der Beobachtung zugänglich (Fig. 60—64, S. 97 ff.) spielt sich gerade jetzt in dieser Region die Anlage von Cerebral-, Visceral- und Pedalganglion ab.

Ein wesentlich älteres Stadium ist in Fig. 29 dargestellt. Man

könnte es das Stadium mit dem Ring von larvalen Mantelzellen nennen. Die betreffende Larve hatte 13 Tage parasitiert. Im Mittelpunkt des Bildes liegt der schon beträchtlich herangewachsene Fußwulst. In seinem Innern bemerkt man das zum Magen (*ma*) erweiterte Entodermsäckchen. Etwa seit dem 8. oder 9. Tag parasitischen Lebens entstanden durch seitliche Ausstülpung der Magenwand (vgl. Fig. 75, S. 116) die beiden Lebersäckchen, die hier schon Fig. 29 (*ls*) mit einem deutlichen Lumen versehen, beiderseits vom Magen lagern. Mit Hilfe einer kleinen ectodermalen Einstülpung ist der After (*af*) völlig durchgebrochen, auch setzt sich der Enddarm

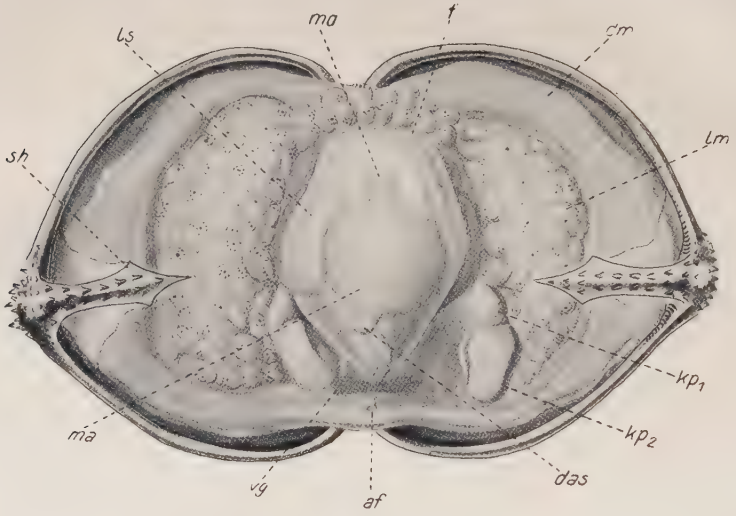

Fig. 30.

Glochidium nach 15 Tagen parasitischen Lebens. *f*, Fuß; kp_2, zweites Kiemenpapillenpaar; *das*, Darmschlinge; *md*, Mundöffnung. Vergr. 168 : 1.

bereits merklich vom Magen ab. Am vorderen Pol des Fußwulstes befindet sich eine Einstülpung (*msch*), welche die Anlage des Vorderdarms vorbereitet. Aus den Rändern der seitlichen Flügel haben sich hinten die ersten Kiemenpapillen (kp^1) herausdifferenziert. Vorn rechts und links vom Fußwulst liegen die Reste (*la*) des larvalen Adductors, der, ebenfalls der Reduktion der larvalen Bestandteile unterworfen, nach voraufgegangener Atrophie der Fasern mitten durchgerissen ist. Als vollkommen neue Bildung tritt das definitive innere Mantelepithel (*dm*) in Gestalt zweier halbmondförmiger Flächen auf, die, einander die hohle Seite zuwendend, sich mit ihren Zipfeln berühren. Von den Schalenrändern aus allseitig im Vorwachsen begriffen, haben sie die

larvalen Mantelzellen (*lm*) schon auf einen schmalen ringförmigen Wulst zusammengedrängt. Von den nervösen Elementen ist das Visceralganglion (*vg*) am weitesten in der Ausbildung fortgeschritten. Das Cerebral-, sowie das Pedalganglion mit den Statocysten — letztere sind eben erst durch Einstülpung aus dem Ectoderm des Fußes entstanden — treten auf diesem und dem nächsten Bild ihrer geringen Ausbildung wegen nicht hervor.

Die nächsten Umwandlungen sind in der Hauptsache durch ein weiteres Vordringen der definitiven Mantelzellen und die Anlage der zweiten Kiemenpapille (kp_2) gekennzeichnet. Das zeigt Fig. 30, S. 56, die nach einer 15 Tage parasitierenden Larve angefertigt ist. Die Zerfallsprodukte des larvalen Adductors sind ganz resorbiert, so daß die larvalen Mantelzellen von den definitiven nunmehr auf zwei Haufen, mehr zur Körpermitte hin, dicht an den Fuß herangedrängt worden sind. Nur vor der Fußspitze stehen letztere noch durch eine schmale Brücke in Zusammenhang. Das zweite hinter dem ersten neu entstandene Paar Kiemenpapillen (kp_2) drückt seinerseits die Haufen seitlich nach außen. Der Fußwulst beginnt allmählich die charakteristische umgekehrt daumenförmige Gestalt des Najadenfußes herauszubilden. Er setzt sich schon deutlich gegen den in der Anlage begriffenen Eingeweidesack ab. Der Darm hat inzwischen eine wesentliche Ausbildung erfahren. Der Vorderdarm ist zum Durchbruch gelangt, während der Enddarm sich infolge eines starken Längenwachstums zu einer Schlinge (*das*) umzulegen beginnt. Die Lebersäckchen (*ls*) haben bereits eine selbständigere Form angenommen; sie setzen sich gegen den Magen (*ma*) scharf durch die beiden ersten Leberöffnungen ab.

Ein wesentlicher Fortschritt im Ausbau der parasitierenden Larve wird mit der Anlage des definitiven Muskelsystems erreicht. Fig. 31, S. 58 zeigt ein solches Stadium, das 29 Tage encystiert war. Es ist zugleich das Stadium mit den »pilzförmigen Körpern« larvaler Mantelzellen. Aus Bündeln von Muskelbildungszellen sich aufbauend, sind nach einander der hintere *hs* und vordere *vs* Schließmuskel entstanden. Infolgedessen ist es von nun an der werdenden Muschel nur möglich, die Schale um einen gewissen Betrag zu öffnen, während beim Glochidium und den bisher betrachteten Stadien die Schalen oft um 180° auseinander klaffen. Das weitere Zurückweichen der larvalen Mantelzellen aus dem hinteren Abschnitt der Larve wird neben den verdrängenden definitiven Mantelzellen hauptsächlich auch durch die Ausbildung des dritten Paares von Kiemenpapillen (kp_3) herbeigeführt. Dabei kommt es zuletzt zur Bildung jener »pilzförmigen Körper« (*pi*),

die schon Braun beobachtet und ausführlich beschrieben hat. Im Innern des erweiterten Eingeweidesacks, von dem der schlanker gewordene Fuß (*f*) sich abhebt, sind wesentliche Veränderungen vor sich gegangen. So tritt vom Darmkanal besonders der Ösophagus mit der weiten, unter dem vorderen Adductor (*vs*) gelegenen Mundöffnung (*md*) deutlich hervor. Die Lebersäckchen haben an Größe zugenommen und hüllen den Magen (*ma*) mehr und mehr ein. Der Enddarm (*af*) mündet dorsal vom hinteren Schließmuskel (*hs*). Vom Nervensystem ist

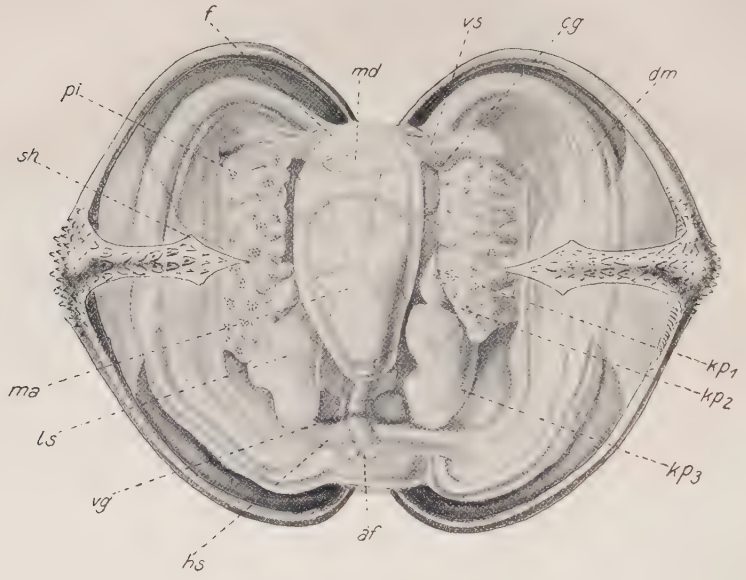

Fig. 31.

Glochidium nach 29 Tagen parasitischen Lebens. *vs*, *hs*, vorderer und hinterer definitiver Adductor; *pi* pilzförmige Körper aus Resten larvaler Mantelzellen; kp_3, drittes Kiemenpapillenpaar; *cg*, Cerebralganglion. Vergr. 200 : 1,

außer dem Visceralganglion (*vg*) auch das Cerebralganglion (*cg*) mit der Kommissur zu erkennen. Pedalganglion und Otocysten sind ihrer Kleinheit wegen auch hier noch nicht zur Darstellung gelangt. Im hinteren Abschnitt der Larve treten zu dieser Zeit die Nieren in Gestalt zweier kleiner Säckchen auf, die seitlich vom Enddarm liegen, aber nur auf Schnittbildern (Fig. 81, S. 128) erkennbar sind. Das Gleiche gilt von Herz und Pericard, die ursprünglich mit der Niere aus einer gemeinsamen Anlage hervorgegangen, auf diesem Stadium einen feinen Zellring bilden, der den Enddarm umgibt.

Wachstumsperiode gegen Ende des parasitischen Lebens.

Während die bisher geschilderte erste Zeit des Parasitismus in rascher Aufeinanderfolge der Anlage neuer Organe dient, tritt bis zum Ende des parasitischen Lebens eine Zeit des Wachstums und der inneren Differenzierung ein. (Der erste Abschnitt macht etwa $^2/_3$, der letzte hingegen $^1/_3$ der gesamten Dauer des Parasitismus aus.) Auf Schnittbildern macht sich die Wachstumsperiode durch eine starke Aufspeicherung des Zellmaterials bemerkbar. Man vergleiche nur einmal die

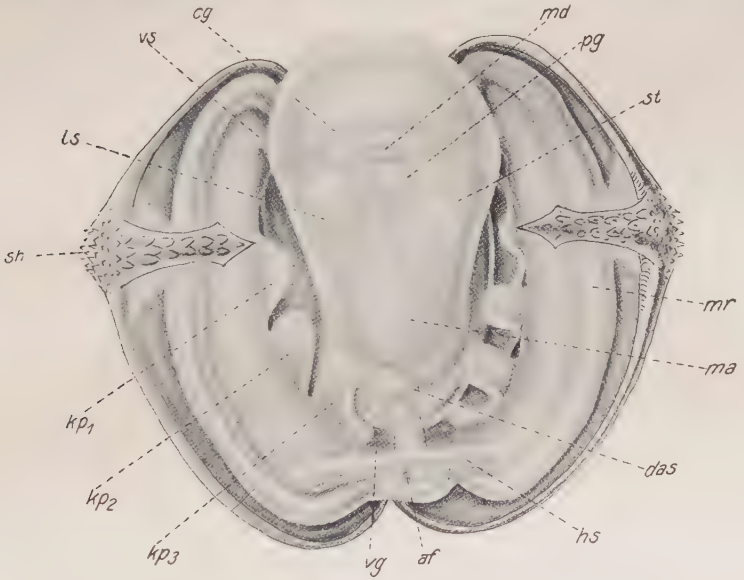

Fig. 32.

Junge *Anodonta* zu Beginn des freien Lebens (ventrale Aufsicht). *mr*, Mantelrand; *pg*, Pedalganglion; *st*, Statocyste. Vergr. 200 : 1.

sich nach Lage und Richtung entsprechenden Fig. 65, S. 101; Fig. 66, S. 102. Alle diese Vorgänge zielen darauf hin, die parasitierende Larve für das freie Leben auszurüsten, ihre Organe für die den neuen Lebensbedingungen angepaßten Funktionen auszubauen. Wir werden sie daher am besten verstehen, wenn wir nunmehr zur Betrachtung der eben ausgeschlüpften jungen Najade übergehen, wie sie in Fig. 32 in ventraler und in Fig. 33 in seitlicher Aufsicht dargestellt ist.

Die junge Najade.

An der Schale ist noch keinerlei Neubildung zu bemerken; es ist die unveränderte Glochidiumschale, an der in Fig. 33, S. 60 die Lage

des jetzt noch inneren Ligamentes (*l*) zu erkennen ist. Ihre beiden Hälften sind vollständig von dem definitiven Mantel ausgekleidet, auch die letzten Spuren der larvalen Mantelzellen sind verschwunden. Der Mantelrand (*mr*), der von nun an eine wichtige Rolle bei der Neubildung der definitiven Schale übernimmt, tritt in Fig. 32 scharf hervor. Als Hauptstützpunkte des ganzen Körpers dienen die beiden Adductoren (*vs*) und (*hs*). Zwischen ihnen sind Eingeweidesack und Fuß aufgehängt. Bei einem Blick auf Fig. 33 wird man erstaunt sein, wie umfangreich ersterer schon bei der jungen Najade ausgebildet ist.

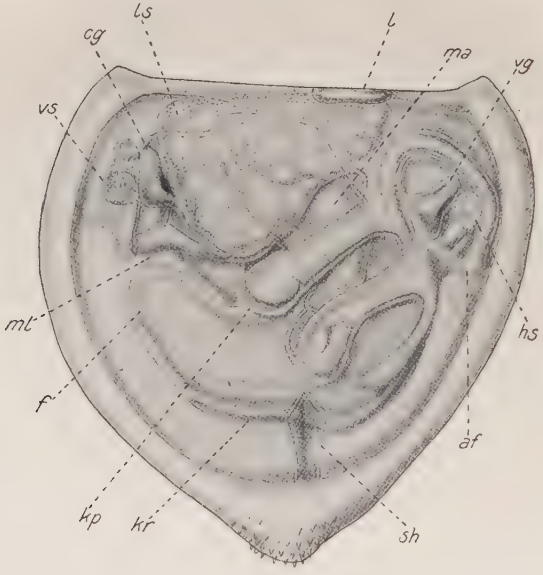

Fig. 33.

Seitliche Ansicht einer eben aus der Cyste freigewordenen jungen *Anodonta*. *ml*, Mundlappen; *kr*, Kriechrinne. Vergr. 200 : 1.

In den ventralen Aufsichtsbildern, die wir bisher betrachteten, trat er in der Verkürzung immer stark zurück. Der Fuß (*f*) ist gemäß seiner wichtigen Bedeutung für die junge Muschel kräftig herangewachsen. Ganz im Gegensatz zu seiner späteren beilförmigen Gestalt ist er hier, wie auch bei andern aus der Trochophora hervorgegangenen jungen Lamellibranchiern, schlank und schmal; dazu, wie wir aus dem biologischen Abschnitt schon wissen, äußerst dehnbar und beweglich. Ich wüßte für seine jetzige Form keinen besseren Vergleich als den eines gespannten, auf die Tischfläche aufgesetzten Daumens, wobei die Maus noch einen Teil des Eingeweidesacks veranschaulichen könnte.

An seiner ventralen Kante trägt er die Kriechrinne (*kr*), die ihn in seiner Funktion als Kriechfuß wesentlich unterstützt. Die Ausbildung des Darmkanals geht am besten aus der Fig. 33 hervor. Unter dem vorderen Adductor (*vs*), umgeben von den ersten Anlagen der Mundlappen (*ml*) liegt die Mundöffnung. Der trompetenartig erweiterte Ösophagus (vgl. Fig. 72, S. 110) führt in den fast genau dorsoventral stehenden langgestreckten Magen (*ma*). In seinem vorderen Abschnitt wird er von den umfangreichen Leberlappen (*ls*) umhüllt. Der Enddarm, welcher infolge starken Längenwachstums die erste Anlage der Darmschlinge zeigt, vollführt in seinem hinteren Verlauf den so charakteristischen Bogen dorsal über den hinteren Adductor (*hs*) hinweg, der von nun an, bei allen späteren Stadien wiederzufinden ist (vgl. Schema Fig. 73b, S. 112). An der schon in Fig. 33 angedeuteten geraden Strecke über dem mächtigen Visceralganglion (*vg*) ruhen die jungen Anlagen von Herz, Pericard und Niere. Die Kiemen sind durch die drei gut ausgebildeten Papillenpaare (kp_1—kp_3) vertreten, ein viertes Paar ist erst in der Anlage vorhanden. Vom Nervensystem ist noch außer dem schon vorhin erwähnten Visceralganglion (*vg*) das Cerebral- und das Pedalganglion (*cg*, *pg*) sichtbar. Neben dem Pedalganglion treten auch zum erstenmal im Bilde die Statocysten hervor.

2. Die Weiterentwicklung nach Beginn des freien Lebens.

Mit Beginn des freien Lebens setzt bei der jungen Najade ein noch intensiveres Wachstum ein als in der letzten Periode vor dem Verlassen der Cyste. Dies macht sich in den ersten Wochen auf Schnittbildern durch eine weitgehende Dehnung aller vorhandenen Gewebe bemerkbar (vgl. Fig. 84, 90). Die wichtigen Neubildungen an den Anlagen von Herz, Pericard und Niere entziehen sich zwar zunächst wegen ihres feinen Aufbaus dem Studium am Totalpräparat und sollen darum auch erst später bei der Organbildung eingehender behandelt werden. Eine direkte Folge ihrer raschen Entwicklung ist aber der Ausbau des hinteren Körperabschnittes, der in der Folgezeit immer mehr an Ausdehnung gewinnt. Weitere Neubildungen betreffen noch das Säckchen an der Fußkante und ganz zuletzt die Geschlechtsorgane. Alle übrigen Organe sind in den Grundzügen schon angelegt und erfahren im Verlauf des freien Jugendlebens nur eine mehr oder weniger tief greifende Differenzierung. Mit beiden Prozessen Hand in Hand geht schließlich die Anlage der definitiven Schale.

Ohne die ganz jungen Stadien zu betrachten, die nur wenig von der oben geschilderten Najade abweichen (man vgl. die Abbildungen

bei Harms (Nr. 25, Fig. 49—51) sei gleich zum Stadium der Fig. 34 übergegangen.

Die dargestellte junge Muschel besaß eine Länge von 0,66 mm, eine Höhe von 0,48 mm; sie war innerhalb 6—7 Wochen im Institut gezogen. Dem Stadium entsprechen ungefähr die Schalenaufsichtsbilder Fig. 39, 40, S. 64, 65. Den ältesten Teil der Schale bildet die alte Glochidiumschale, die in der hinteren Hälfte der Schloßlinie der definitiven aufsitzt und noch deutlich die Schalenhaken erkennen läßt. Die schnee-

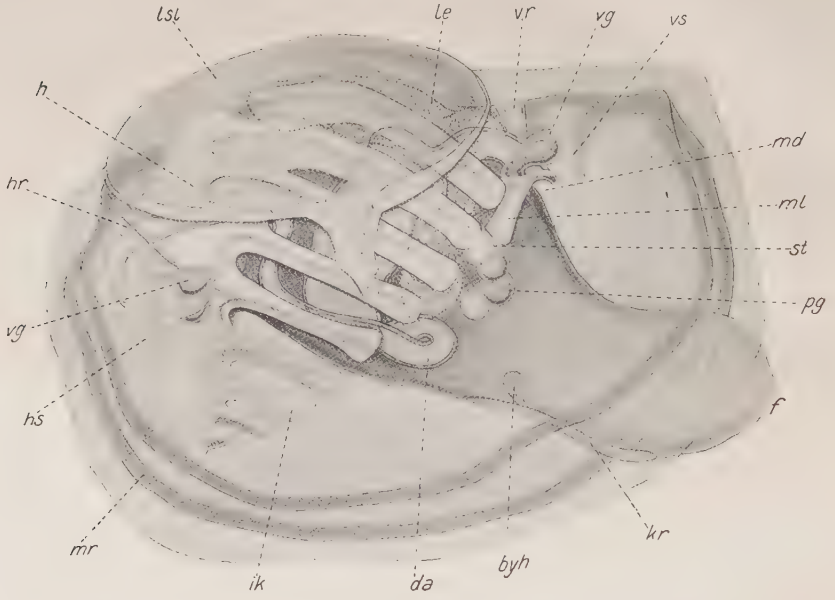

Fig. 34.

Junge *Anodonta cellensis*, 6—7 Wochen freilebend (Länge 0,66 mm, Höhe 0,48 mm). *s*, definitive Schale, auf dem Wirbel die alte Glochidiumschale *lsl* mit ausgebogenen Schalenhaken. *vr*, *hr*, vordere und hintere Retractoren des Fußes; *byh*, rudimentäre Byssushöhle. Vergr. 126 : 1.

weiße, definitive Schale ist innen mit den großen Mantelflächen ausgekleidet, an denen der Mantelrand besonders hervortritt. Beide Schalenhälften werden neben dem Ligament durch die weit auseinander gerückten Adductoren (*vs* und *hs*) zusammengehalten. An den beiden, aus je zwei Wurzeln entspringenden Retraktoren (*vr* und *hr*) ist der Eingeweidesack mit dem schlanken Fuß zwischen den Schalen aufgehängt. Rechts und links ist aus der Mantelfalte ein aus neun Papillen bestehendes Kiemenblatt hervorgesproßt. Die hintersten Papillen haben sich eben erst gebildet, an den vorderen, älteren läßt sich nach-

einander eine Sonderung in stützende Elemente und Filamente verfolgen. Es macht sich auch eine leichte Krümmung der Papillen nach innen und eine Verdickung an ihren Spitzen bemerkbar. An der unteren Kante des Fußes liegt die Flimmerrinne, aus der sich im hinteren Abschnitt mittels einer kleinen Einstülpung ein Säckchen, die rudimentäre Byssushöhle (vgl. S. 89) gesondert hat. Vom Nervensystem sind Cerebral-, Visceral- und Pedalganglion, letzteres mit den Statocysten zu erkennen. Der Darmkanal hat beträchtlich an Umfang zugenommen, insbesondere haben Magen und Enddarm eine wesentliche Umwandlung erfahren, die schließlich die Trennung in Kristallstieldarm und Dünndarm zur Folge hat (vgl. Schema Fig. 73c, S. 112). Vor dem Ösophagus liegt die bereits stärker gewordene, aber noch einfache Mundlappenfalte. Die Lebersäckchen reichen mit ihren Lappen bis weit in den Eingeweidesack hinein. Herz, Pericard und Niere sind auch hier noch nicht eingezeichnet, um das Bild nicht zu verwirren. Ihre ungefähre Lage ist durch den hellen Hof um den Enddarm herum gekennzeichnet. Von den Geschlechtsorganen war auf diesem Stadium noch keine Spur zu entdecken.

Wenn auch, wie wir in vorstehender Beschreibung sahen, die Organe der jungen Muschel bereits zu weiter Entfaltung gelangt sind, so bedarf es doch noch tiefgreifender Umgestaltungen und Neubildungen, bis sie in ihrer Organisation der ausgewachsenen Muschel gleichkommt. Leider brechen meist die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ihre Beoabchtungen schon auf solch frühen Stadien ab. Mir scheint zu Unrecht, denn es gehört nicht nur das Studium der jungen Anlage eines Organs, sondern auch das seines weiteren Ausbaues zu den Aufgaben der Entwicklungsgeschichte. Mitunter ist der Bau des ausgewachsenen Organs kaum zu verstehen, wenn nicht wenigstens die wichtigsten Übergangsstadien aus dem ganzen Verlauf der Entwicklung bekannt sind. (Vgl. z. B. den Abschnitt über die Nierenschleifen S. 131.) Bei der vorliegenden Untersuchung konnte mehr noch im Kapitel von der Organbildung als hier in der Übersicht, Rücksicht auf spätere Entwicklungsstadien genommen werden, soweit es überhaupt bei der Seltenheit des Materials möglich war. Man überzeuge sich davon in den Abschnitten über Darmkanal, Sinnesorgane, Byssusdrüse und Geschlechtsorgane.

In Fig. 35 (S. 64) ist eine 2,08 mm lange und 1,41 mm hohe junge Muschel dargestellt. Es ist das wichtige Stadium mit beginnender Anlage der inneren Lamelle der inneren Kieme. Im Vergleich zu Fig. 34 fällt vor allem die starke Ausbildung des hinteren Körperabschnittes

ins Auge, der aber im Umriß schon die sich vorbereitende Zuspitzung des späteren Hinterendes erkennen läßt. Vom Wirbel aus, der noch die unversehrte Glochidienschale mit Haken aufweist, besitzen vor-

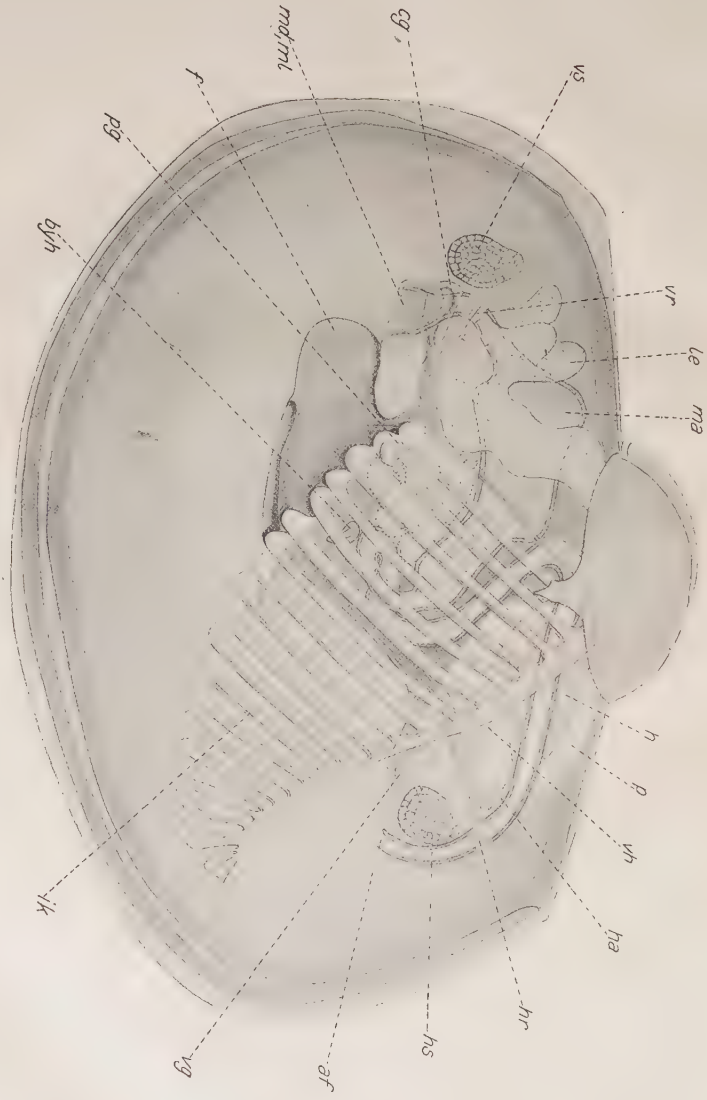

Fig. 35.

Anodonta cellensis, 7 Wochen freilebend (Länge 2,08 mm, Höhe 1,41 mm). Die Kiemenpapillen legen sich zur äußeren Lamelle der inneren Kiemen zusammen. Das Säckchen *byh* rückt in das Fußinnere hinein. *h*, Herz; *p*, Pericard.; *vh*, Vorhöfe. Vergr. 48 : 1.

derer und hinterer Schalenabschnitt nahezu gleiche Ausdehnung. Man vergleiche dazu die Aufsichtsbilder Fig. 27 (S. 49) und Fig. 41 (S. 65). Wesentliche Umwandlungen in betreff der inneren Organisation haben

Darmkanal, Kiemen, Herz, Pericard und Niere erfahren. Die Mundöffnung umgibt das schon deutlich gefältelte äußere Mundlappenpaar. Das innere entsteht eben erst auf diesem Stadium und wird vom äußeren verdeckt. Charakteristisch ist die Form des kurzen Ösophagus. Am Magen macht sich von oben der Wulst der Magenfalte bemerkbar, der hintere Abschnitt bildet sich zum Kristallstieldarm um. Die Schlinge des Dünndarms kommt immer mehr zum Ausdruck, auch setzen sich Dünn- und Enddarm scharf von einander ab (vgl. Schema Fig. 73 *d*, S. 112). Die Kieme besteht aus 24 Papillen, die meist mit den umgebogenen Spitzen mit einander verschmolzen und durch eine feine Membran verbunden sind. Nur die hintersten eben erst hervorgesproß-

Fig. 36.

Anodonta cellensis, etwa $1^1/_4$ cm lang, Schale und rechte Mantelhälfte entfernt. Die äußeren Kiemen *äk* sind kaum halb so lang als die inneren *ik*. Mundlappen *mdl* und Atemsipho *si* sind weit entwickelt.

ten Papillen sind noch frei. Fig. 48 (S. 79), nach einer etwas älteren jungen Muschel gezeichnet, weist bereits 30 Papillen auf. Hier ist die Bildung der inneren Lamelle der inneren Kieme auch schon so weit fortgeschritten, daß man den Bildungsmodus erkennen kann. Das Nähere vergleiche im Abschnitt »Kiemen« bei der Organbildung (S. 75). Für unsre jetzigen Beobachtungen ist vor allem wesentlich, daß die beiderseits reflektierten Lamellen mit den Membranen untereinander verschmelzen (vgl. Fig. 50, S. 80), sodaß jetzt die Kiemen einen geschlossenen Raum umhüllen, der nur vom Fuß durchbrochen wird. Das bedeutet für die junge Muschel den Beginn der ventralen Abgrenzung des Kloakenraumes, einer völlig neuen Körperhöhle. Der end-

gültige Abschluß des Kloakenraumes erfolgt dann erst, wenn die reflektierte Lamelle auf der Höhe der Ausgangsleiste der äußeren angelangt ist. Am Nervensystem sind wichtige Änderungen nicht zu bemerken. Interessant ist die bereits erfolgte Abschnürung des Säckchens (*byh*) von der Flimmerrinne und seine Verlagerung in das Fußinnere hinein. An der geraden Strecke des Enddarms treten zum erstenmal Herz mit Vorhöfen, Pericard und Niere hervor. Während Bau und Lage der ersteren leichter zu verstehen sind, nehme man zum Verständnis der letzteren Fig. 91 (S. 143) zu Hilfe. Die Lage der ersten Geschlechtszellen ist dort bei *gz* angedeutet.

Das Stadium der 5,7 mm langen und 3,4 mm hohen Muschel mit der jungen Anlage der äußeren Kieme fand keine totale Darstellung, da dasselbe, ohne es unnötig zu gefährden, bald in Schnitte zerlegt wurde. Welche gute Dienste es geleistet hat, möge man in den betreffenden Abschnitten über Kiemen (S. 75), Sinnesorgane (S. 102), Geschlechtsorgane (S. 157) nachlesen.

Zum Schluß sei noch auf die in Fig. 36 gegebene seitliche Ansicht einer 12 mm langen Muschel hingewiesen. Der besseren Übersicht halber sind Schale und rechte Mantelhälfte entfernt worden. Es fällt sogleich die Gestalt der Kiemen ins Auge. Jedes Blatt besteht bereits aus zwei Lamellen, die aus zahlreichen quer unter einander verbundenen Segmenten besteht. Die äußere Kieme (*äk*) reicht jedoch kaum bis zur halben Höhe der inneren (*ik*), läßt dabei an der, nach dem vorderen und hinteren Ende abnehmenden Länge der Papillen, auf einen andersartigen Entstehungsmodus schließen (vgl. S. 81), wie wir ihn für die innere Kieme kennen gelernt haben. Die paarigen Mundlappen (*mdl*) und der Atemsipho (*si*) sind ihrer definitiven Gestalt schon sehr ähnlich.

Zusammenfassung.

1. Durch künstliche Zucht gelang es, Anodonten bis zu 3, 13 mm Länge aufzuziehen. Von 5,7 mm Länge an aufwärts fanden sich Entwicklungsstadien von *Anodonta* und *Unio* in der freien Natur.

2. Aus dem primären Mesoblasten *M* bilden sich nach der ersten bilateral-symmetrischen Teilung zwei symmetrisch gelegene Mesodermstreifen, die sich zunächst bis ins Glochidium hinein verfolgen lassen und sich nicht in loses Mesenchym auflösen (s. These 8).

3. Die Jugendschale von *Anodonta* ist nach Gestalt und Farbe wesentlich von der definitiven verschieden. Sie besitzt eine typische, wellenartige Skulptur und trägt auf ihrem Wirbel noch lange Zeit die larvale Glochidienschale.

4. Die Mundlappen entstehen nacheinander aus zwei Epithelfalten, und zwar zunächst der vordere und dann der hintere. Am Mantelrand treten nacheinander Außen-, Mittel- und Innenfalte auf. Der »dorsale Mantelschlitz« wird erst sekundär auf die Schloßlinie verlagert. Die einzige Brücke zwischen beiden Mantelhälften, der Boden der »dorsalen Mantelrinne kommt durch ein streckenweises Verschmelzen der beiderseitigen Innenfalten zustande. Atem und Aftersiphonen sind Differenzierungen auf getrennten Abschnitten der Innenfalten.

5. Die Kiemen entstehen nach dem Papillentypus.

a) Die innere Papillenreihe entsteht zunächst und zwar in der Richtung von vorn nach hinten, derart, daß die hintersten Papillen die jüngsten sind. Ehe noch die äußere Papillenreihe erscheint, verschmelzen die Köpfchen der inneren Papillen miteinander, sodaß eine schmale Membran die Köpfchen verbindet. Bei der nunmehr auf der gesamten Reihe gleichzeitig einsetzenden, nach innen gerichteten Reflexion der Papillen tritt zunächst kein weiteres Verschmelzen der Papillen der gleichen Seite ein. Hingegen verschmelzen schon früh die schmalen Membranen der Gegenseiten miteinander, ausgenommen auf der Strecke, wo der Fuß eine Vereinigung nicht gestattet. Die Ausbildung der Lamellen und Segmente geschieht erst später, indem interfilamentare und interlamellare Brücken gebildet werden.

b) Die äußere Papillenreihe tritt bei jungen Muscheln von 3,13 bis 5,7 mm Länge in gleicher Weise wie die innere auf. Die Reflexion der Papillen erfolgt im Gegensatz zu letzterer bereits sehr früh und nach außen. Sodann verschmelzen die reflektierten Papillenköpfchen gleich auf der ganzen Linie mit dem Mantelepithel. Wahrscheinlich erfolgt vor der Reflexion der Papillen die gleiche Vereinigung der Köpfchen durch eine Membran, wie sie bei der inneren Papillenreihe beobachtet wurde.

6. Die bisher in der Anodonten-Literatur als rudimentäre Byssusdrüse bezeichneten paarigen Flügel von Drüsenzellen kommen nur als Homologon der Spinn- oder Byssusdrüsen im engeren Sinne in Betracht. Eine allenfalls der Byssushöhle homologe Bildung tritt bei jungen Muscheln median auf der hinteren Kriechrinne in Gestalt einer unpaaren, säckchenförmigen Einstülpung auf, wie sie schon für *Cyclas* bekannt war. Das Säckchen löst sich im weiteren Verlauf der Entwicklung vom Fußepithel ab, wandert, blind geschlossen, aber zunächst noch beständig wachsend, ins Fußinnere hinein, nimmt schließlich in der Nähe des Pedalganglions seine definitive Lage ein und empfängt von letzterem einen starken Nerven. Es liegt

daher, auch mit Rücksicht auf die Histologie des Säckchens die Vermutung nahe, daß das Säckchen Träger einer Sinnesfunktion ist.

7. Außer den Statocysten finden sich an den jungen Unioniden paarig-symmetrische Systeme von Hautsinnesorganen und Sinnesleisten. Als Sinnesleisten sind die lateralen und die oralen zu nennen. An Hautsinnesorganen kommen von den bisher für die Mollusken bekannten vor: das abdominale, das Osphradium und das adorale. Daneben fand sich zwischen der Ureter- und Genitalöffnung ein neues, das vorläufig mit dem Namen »laterales Sinnesorgan« belegt sei.

8. Im Verlauf der *Anodonta*-Entwicklung gehen Nieren, Herz, Pericard und Geschlechtsorgane aus paarigen, gemeinsamen Anlagen hervor, die beiderseits in Form von Streifen im hintersten Abschnitt der jungen Larve ruhen. Diese Streifen leiten sich nicht vom Ectoderm ab, sondern sind direkt auf die aus dem primären Mesoblasten entstandenen Mesodermstreifen zurückzuführen.

9. *a*) Schon vor Beginn des freien Lebens ist die Entwicklung der Niere so weit vorgeschritten, daß die Nierenspritzen (Reno-Pericardialgänge, Nephridialtrichter) bereits funktionsfähig ausgebildet sind.

b) Die Nierenschleifen kommen durch Krümmen und Einschlagen ursprünglich gerader Gänge zustande, was ein mehrfaches Überschneiden einzelner Schenkelabschnitte zur Folge hat. Für die Schleifenbildung ist die Lage des hinteren Schließmuskels mitbestimmend.

10. In der Herz- und Pericardanlage tritt schon vor Abschluß des Herzlumens eine Pericardialhöhle auf. Eine frühe solide Ringbildung konnte nicht beobachtet werden.

11. In der Entwicklungsgeschichte des Herzens kommt bei *Anodonta* und *Unio* eine innere, den Darm umkleidende Herzwand zur Anlage, die ohne weiteres in die äußere Herzwand übergeht bzw. in diese umschlägt und sich auch mit letzterer gemeinsam in die Wandung der beiden Aorten fortsetzt. Sie ist außer an geringen Stellen am vorderen und hinteren Darmaustritt, die eine sekundäre Befestigung des Herzens am Darm darstellen, auf der Herzdarmstrecke durch einen circulären Spaltraum von der Darmmuskelschicht getrennt. Die Befunde ließen sich am ausgewachsenen Tier bestätigen. Die innere Herzwand ist hier von Gutheil schon beschrieben, aber irrtümlicher Weise als eine nur der Herzdarmstrecke eigentümliche äußere Ringmuskulatur des Darmes aufgefaßt worden.

12. Die Genitalorgane entstehen als paarig-symmetrisch gelegene Einstülpungen des vorderen Pericards. Die Gonodukte dringen zunächst nach außen gegen das Ectoderm vor, wenden sich dann aber sofort wieder nach innen und gelangen so ventral vorwachsend in den Fuß, wo bald eine vielfache Verästelung eintritt. Etwa zu gleicher Zeit, wenn die äußere Geschlechtsöffnung zum Durchbruch gelangt, schließt sich sekundär die Kommunikation von Gonadenhöhlen und Pericard. Als Erinnerung an diesen ursprünglichen Zusammenhang finden sich bei jungen und ausgewachsenen Tieren, die an der Genitalöffnung mündenden, aber blind geschlossenen Gonopericardialgänge.

Zum Schluß der vorliegenden Arbeit sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt für die Anregung zu derselben, für seinen steten Rat und Beistand während der Ausführung, sowie für die freundliche Bereitwilligkeit, mit der er mir alle Mittel des Institutes zur Verfügung stellte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Desgleichen bin ich Herrn Professor Dr. Tönniges sowie vor allem Herrn Privatdozenten Dr. W. Harms zu großem Dank verpflichtet, letzterem im besonderen noch für freundlichst gewährte Einsicht in seine eigenen Präparate über die Unionidenentwicklung. Zuletzt danke ich auch denjenigen unter meinen Herren Institutskollegen, welche mir bereitwilligst ihre Präparate vom ausgewachsenen Tier zur Einsicht und zum Vergleich überließen, die mir ferner durch die Verarbeitung einiger meiner ältesten Stadien viele Mühe ersparten.

Marburg, im Juli 1913.

Literaturverzeichnis.

(Die mit einem * versehenen Arbeiten waren dem Verfasser nur im Referat zugänglich.)

I. Specielle Literatur über die Entwicklung der Unioniden.

1. Francis M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2 Bde. Übersetzt von B. Vetter. Jena 1880 (G. Fischer).
2. De Blainville, Note sur l'appareil de la génération dans les moulettes et les Anodontes. Nouv. Bull. de la Soc. Philomath. Octobre 1825.
3. — Rapport fait à l'académie des sciences de Paris par M. de Blainville sur un mémoire d. M. Jacobson ayant pour titre: Observations sur le développement prétendu des œufs des moulettes ou Unios et des Anodontes dans leurs branchies. Ann. Sc. Natur. 1828.

* 4. M. Braun, Über die postembryonale Entwicklung unserer Süßwassermuscheln. Jahrb. d. deutsch. malakozool. Ges. 1878. Dasselbe in: Ber. phys. med. Ges. Würzburg 1878.
5. — Postembryonale Entwicklung von Anodonta. Zool. Anzeiger. Jahrg. 1. 1878.
6. — Über die Entwicklung der Enten oder Teichmuschel. S. B. naturf. Ges. Dorpat. Vol. VI. 1884.
7. — Die postembryonale Entwicklung der Najaden. Nachrichtsbl. d. d. Malak. Ges. Jahrg. 69. Frankfurt a. Main 1887.
8. J. Carrière, Die embryonale Byssusdrüse von Anodonta. Zool. Anzeiger. Bd. VII. S. 41. 1884.
9. C. G. Carus, Neue Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte unsrer Flußmuschel. Nova Acta Acad. Léop. Carol. Vol. XVI. p. 1. 1832.
10. Coker, Robert E. and Thaddeus Surber, A Note on the Metamorphosis of the Mussel Lampsilis laevissimus. Biolog. Bull. Nr. 3. February 1911.
11. Drouet, M. Observations sur deux Anodontes. Journal de Conchyliologie. Tome V. 2. série. Tome I. Paris 1856.
12. V. Faussek, Über den Parasitismus der Anodontalarven in der Fischhaut. Biol. Centralbl. Vol. XV. 1895.
13. — Über den Parasitismus der Anodontalarven. Verh. d. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901.
14. — Parasitismus der Anodontalarven (russisch). Mém. Acad. Sc. St.-Pétersbourg, Cl. Phys. et Math. Vol. XIII. Nr. 6. Petersburg 1903.
15. — Viviparität und Parasitismus. Zool. Anzeiger. Bd. XXVII. 1904.
16. W. Flemming, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. X. 1874.
17. — Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien., math.-naturw. Kl. Bd. LXXI. 1875.
18. — Notiz zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.
19. F. A. Forel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Dissertation Würzburg 1866.
20. A. Goette, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. 1891.
21. W. Harms, Über die postembryonale Entwicklung von Anodonta piscinalis. Zool. Anzeiger. Bd. XXXI. Nr. 25. 1907.
22. — Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Flußperlmuschel. Zool. Anzeiger. Bd. XXXI. Nr. 25. 1907.
23. — Die Entwicklungsgeschichte der Najaden und ihr Parasitismus. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. Marburg 1907.
24. — Die postembryonale Entwicklung von Unio pictorum und Unio tumidus. Zool. Anzeiger. Bd. XXXII. Nr. 23. 1908.
25. — Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie und Ontogenie. Bd. XXVIII. Hft. 2. Jena 1909.
26. J. Hazay, Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biolog. Teil. Malakol. Blätter v. L. Pfeiffer, Kassel. N. F. Bd. IV. 1881.

*27. J. Hazay, Fisch und Muschel. Zirc. d. Deutsch. Fisch.-Ver. Berlin 1885.
28. v. Hessling, Die Flußperlmuschel. Leipzig 1859.
*29. L. Jacobson, Bidrag til Blöddyrenes. Anat. og. Physiol. Hft. I. Kjöbenhavn 1828.
30. v. Ihering, Über die Entwicklung der Najaden. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Leipzig 1874.
31. — Anodonta und Glabaris. Zool. Anzeiger. Bd. XIV. 1891.
32. — Die Najaden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasserfauna von Südamerika. Arch. f. Naturg. Jahrg. 59. 1893.
33. Isely, F. B. Preliminary Note on the Ecology of the early juvenile life of the Unionidae. Biological Bulletin. January 1911.
34. W. Israel, Najadologische Miscellen. Nachrichtsbl. d. Deutsch. Malakoz. Ges. 43. Jahrg. 1911. Hft. 1.
35. Latter, Notes on Anodon and Unio. Proc. Zool. Society. London 1891.
36. G. Lefevre and Winterton C. Curtis, Reproduction and Parasitism in the Unionidae. Journ. of Exp. Zool. Vol. IX. Nr. 1. 1910.
37. — The Marsupium of the Unionidae. Biolog. Bulletin. Vol. XIX. 1910.
38. — Metamorphosis without Parasitism in the Unionidae. Science, N. S. Vol. XXXIII. Nr. 857. June 1911.
39. — Studies on the Reproduction and artificial Propagation of Fresh-Water Mussels. Bulletin of the Bureau of Fisheries. Vol. XXX. 1910. Document Nr. 756. Issued May 10, 1912.
40. Leuckart, Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.
41. F. Leydig, Mitteilung über den Parasitismus junger Unioniden an Fischen. In: Noll, Der Main. Tübinger Dissertation. Frankfurt a. M. 1866.
42. F. R. Lillie, Preliminary account of the Embryology of Unio complanata. Journ. of Morphol. Vol. VIII. 1893.
43. — The Embryology of the Unionidae. Journ. of Morphol. Vol. X. 1895.
44. C. Pfeiffer, Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermuscheln. Weimar 1825.
45. Prévost, De la génération chez la moule des peintres. Ann. d. Science Natur. 1826.
46. De Quatrefages, Sur la vie interbranchiale des petites anodontes. Ann. Science Natur. 1835, 1836.
47. C. Rabl, Über die Entwicklung der Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876.
*48. Raspail, Note sur la paturition vivipaire des moules de rivière. Adressée à l'Acad. d. Sc. le 14. juillet 1828.
*49. Rathke, Naturhistorie Selskabets Skrifter. Kjöbenhavn. T. IV. 1797.
50. C. Schierholz, Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flußmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1878.
51. — Über Entwicklung der Unioniden. Denkschr. Akad. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. LV. 1888.
52. F. Schmidt, Vorläufiger Bericht über Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung von Anodonta. Sitzungsber. naturf. Ges. Dorpat. 1885.
53. — Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. f. Naturg. Jahrg. 51.

54. O. Schmidt, Zur Entwicklung der Najaden. Wiener Sitzungsber. Bd. XIX. 1856.
55. J. Voinea, Die Entwicklung der Kiemen der Najaden. Dissert. München 1903.
56. G. Wegener, Die Ectoparasiten der Fische Ostpreußens. Schriften d. Phys. ökon. Ges. Königsberg. 50. Jahrg. 1909.
57. Daisy Young, The Implantation of the Glochidium on the Fish. The University of Missouri Bulletin, Science Series. Vol. II. Nr. 1. Columbia 1911.

II. Allgemeine Literatur zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie.

58. K. Ahting, Über die Entwicklung des Bojanusschen Organs und des Herzens von Mytilus edulis. (Vorläuf. Mitt.). Zool. Anz. Bd. XXIII.
59. — Über die Entwicklung des Bojanusschen Organs und des Herzens der Lamellibranchiaten. Dissert. Rostock 1901. — Auch: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVI. 1901.
60. C. E. v. Baer, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Muscheln und über ein System von Wassergefäßen in diesen Tieren. Fror. Not. Bd. XIII. Nr. 265. 1826.
61. — Über den Weg, den die Eier unsrer Süßwassermuscheln nehmen, um in die Kiemen zu gelangen. Meckels Arch. f. Anat. und Phys. 1830.
62. N. Bobretzky, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. (Russisch.) Nachr. v. d. k. Ges. d. Freunde d. Naturw., Anthrop. und Ethnogr. zu Moskau. T. XXIV. 1877.
63. J. Carrière, Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arbeiten a. d. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1882.
64. J. TH. Catti, Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchiaten. Zool. Anzeiger. Bd. VI. 1883.
65. W. Döhring, Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI. 1908.
66. G. A. Drew, Yoldia limatula. Mem. biol. Labor. John Hopkins University. Vol. IV. 3. 1899.
67. — Life history of Nucula delphinodonta. Quart. Journ. Microscop. Scienc. Vol. XLIV. 1901.
68. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklung der Gastropoden. I. Bythinia tentaculata. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. 1891/1893.
69. — Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
70. F. Gutheil, Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. Hft. 3. 1912.
71. B. Hatscheck, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten Zool. Inst. Wien. Bd. III. 1880.
72. Rose M. Highley and Harold Heath, The development of the Gonad and Gonoducts in two Species of Chitons. Biolog. Bulletin. Vol. XXII. Nr. 2. January 1912.

73. R. Horst, On the development of the European Oyster. Quart. Journ. Microscop. Science (N. S.). Vol. XXII. 1882.
74. R. T. Jackson, The development of the Oyster with remarks on allied genera. Proc. Bost. Soc. nat. hist. Vol. XXIII. 1888.
75. — Phylogenie of the Pelecypoda. Mem. Bost Soc. nat. hist. Vol. IV. 1890.
76. E. Korschelt, Über die Entwicklung von Dreissena polymorpha. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1891.
77. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Drittes Heft. Jena 1893.
78. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Teil 3. Mollusca. Jena 1900.
79. — Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVIII. N. F. 1903.
80. S. Lovén, Beiträge zur Kenntnis der Mollusca acephala Lamellibranchiata. Stockholm 1879. Im Auszug übersetzt aus d. Abh. d. königl. schwed. Akad. Wiss. 1848.
81. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1896.
82. — Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Die Larvenperiode. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1898.
83. — Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV. 1899.
84. — Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha Pall. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. Hft. 1. 1900.
85. — Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. Hft. 3. 1901.
86. — Referat über H. Otto und C. Tönniges Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Ref. 375. Zoolog. Centralblatt. Bd. XIII. 1906.
87. H. Otto und C. Tönniges, Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1905.
88. O. Pötzsch, Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XX. Hft. 3. 1904.
89. R. Rassbach, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Hft. 3. 1912.
90. E. L. Rice, Gill Development in Mytilus. Biolog. Bullet. Vol. XIV. Nr. 2. January 1908.
91. J. A. Ryder, The metamorphosis and postlarval stages of development of the Oyster. Rep. U. S. Fish. Comm. for 1882 ersch. 1884.
92. W. Schimkewitsch, Note sur le développement des Céphalopodes. Zool. Anzeiger. Bd. IX. 1886.
93. R. Schwarz, Der Stilplan der Bivalven. Morphol. Jahrb. Bd. XXXVIII. 1908.

94. E. Seydel, Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Bd. XXVII. Jena 1909.
95. P. C. Sigerfoos, The Pholadidae: I. Note on the early stages of development. John Hopkins Univers. Circul. Vol. XIV. 1895.
96. — The Pholadidae: II. Note on the organization of the larva, and the postlarval development of Ship-worms. John Hopkins Univers. Circul. Vol. XV. 1896.
97. H. Stauffacher, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschrift Nat. Bd. XXVIII. 1894.
98. — Die Urniere bei Cyclas cornea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1897.
99. W. Stempell, Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel und Schneckenschalen. Biolog. Centralbl. Bd. XX. Leipzig 1900.
100. — Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb. Suppl. IV. Zweites Heft. 1898.
101. — Zur Anatomie von Solemya togata Poli. Zool. Jahrb. Bd. XIII. Jena 1900.
102. P. Splittstösser, Zur Morphologie des Nervensystems von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. Hft. 3. 1912.
103. J. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
104. — Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier. Verhandl. d. D. Zool. Ges. 2. Jahresv. z. Berlin. Leipzig 1892.
105. — Zur Cölomfrage. Zool. Anzeiger. Bd. XXV. 1902.
106. C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
107. — Zur Organbildung von Paludina vivipara mit besonderer Berücksichtigung des Pericardiums des Herzens und der Niere. Sitzungsber. Ges. Bef. ges. Nat. Marburg 1899.
108. H. Wallengren, Zur Biologie der Muscheln. 1) Die Wasserströmungen, 2) Die Nahrungsaufnahme. K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund. Bd. XVI. Nr. 2 und 3. 1905.
109. E. Wasserloos, Die Entwicklung der Kiemen bei Cyclas cornea und andern Acephalen des süßen Wassers. Zool. Jahrb. Bd. XXXI. Hft. 2. 1911.
110. F. Unger, Untersuchungen über die Teichmuschel. Wien 1827.
111. H. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

Nachtrag.

112. G. E. Conklin, The embryology of Crepidula. Journal of Morphol. Vol. XIII. 1897.
*113. W. H. Dall, Lamellibranches sans branchies. Bull. Soc. zool. France. Tome XIII. 1888.
114. T. Freidenfeld, Das centrale Nervensystem von Anodonta. Biol. Centralblatt. Bd. XVII. 1897.
115. — Über den feineren Bau des Visceralganglions von Anodonta. Lund 1905.
116. O. und R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Jena 1881.

*117. A. v. Leuwenhoek, Vierde Vervolg der Brieven. S. 693. 1694.
119. Th. List, Die Mytiliden des Golfes v. Neapel. Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel. 27. Monographie. 1902.
119. A. Naef, Die Organogenese des Cölomsystems und der centralen Blutgefäße von Loligo. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLV. 1909.
120. — Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 2. Teil: Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Bd. III. Hft. 4. Jena 1913.
121. Nils Odhner, Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. Hft. 2. 1912.
122. A. E. Ortmann, The breeding season of Unionidae in Pennsylvania. Nautilus. Vol. XXII. 1909.
123. P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol. Vol. XI. 1891.
124. E. B. Wilson, The cell lincage of Nereis. Journal of Morphol. Vol. VI. 1892.
125. H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. D. zool. Ges. zu Heidelberg 1898. Leipzig 1898.
126. — »Leibeshöhle«. (Artikel im Handwörterbuch der Naturwissenschaften. II. und V. Lieferung. Jena 1912.)

Erklärung der Abkürzungen.

abd, abdominales Sinnesorgan;
ado, adorales Sinnesorgan;
äh, äußere Herzwand;
äk, äußere Kieme;
bdg, Bindegewebe;
bl, Blastoporus;
byh, rudimentäre Byssushöhle;
byd, rudimentäre Byssusdrüse;
cg, Cerebralganglion;
cgk, Cerebralcommissur;
cvk, Cerebrovisceralcommissur;
cy, Cyste;
da, Darm;
das, Darmschlinge;
dd, Dünndarm;
dm, definitive Mantelzellen;
dmu, Darmmuscularis;
ds, definitive Schale;
ed, Enddarm;
eh, Eihülle;
ep, äußeres Mantelepithel;
es, Entodermsäckchen;
f, Fuß;
fh, Flimmerhaare;
fip, Fischepithel;
fl, Flimmerepithel;
fm, Fußmuskulatur;
fp, Fußepithel;
fs, Flossenstrahl;
fw, Fußwulst;
g, Geschlechtsorgan;
ga, Gonadenausführungsgang;
gö, Genitalöffnung;
gpg, Gonopericardialgang;
gz, Genitalzellen;
h, Herz;
ha, hintere Aorta;
hm, Herzmuskulatur;
hpn, gemeinsame Anlage von Herz, Pericard und Niere;
hp, g.A.v. Herz und Pericard;
hr, hinterer Retractor;
hs, hinterer Adductor;
ih, innere Herzwand;
iik, interlamellarer Raum der inneren Kieme;

ik, innere Kieme;
k, Kristallstiel;
kb, Kristallstielblindsack;
kf, Kiemenfalte;
kl, Kiemenlamelle;
kp, Kiemenpapille;
kpb, Kopfblase;
kr, Kriechrinne;
l, Ligament;
la, larvaler Adductor;
lao, laterales Sinnesorgan;
le, Leber;
lep, Ligamentepithel;
lf, Larvenfaden;
lfd, Larvenfadendrüse;
lm, larvale Mantelzellen;
lmu, Längsmuskulatur des Darmes;
loe, Leberöffnung;
ls, Lebersäckchen;
lsi, laterale Sinnesleisten;
lsl, larvale Schale;
lz, Leberzellen;
m, Mantel;
ma, Magen;
masch, dorsaler Mantelschlitz;
md, Mund;
mes, Mesodermstreifen;
mem, Membran;
mf, Mesenchym des Fußes;
ml, Mundlappen;
mr, Mantelrand;
ms, Mesenchymzellen;
msch, Mundschild;
my, Myocyten;
n, Niere;
nb, Nierenbläschen;
ng, Nierengang;
ns, Nierensack;
nsch, Nierenschleife;
nspr, Nierenspritze;
nz, Nierenzellen;
oes, Oesophagus;
op, oberer Pericardialraum;
osi, orale Sinnesleisten;
osph, Osphradium;
p, Pericard;
pb, Plasmabrücke;
pd, Pericardialdrüse;
pe, Pericardialepithel;
per, Periostracum;
pf, pseudopodienartige Fortsätze;
pg, Pedalganglion;
ph, Phagocyten;
pi, pilzförmige Körper;
pm, Perlmutterschicht;
png, Pericardialnierengang;
po, Polster d. rudimentären Byssushöhle;
pr, Protractor;
prs, Prismenschicht;
rk, Richtungskörperchen;
rm, Ringsmuskulatur des Darmes;
rpo, runde Kerne des Byssushöhlenpolsters;
s, Schale;
sb, Sinnesborsten;
sd, Schalendrüse;
sdf, Schalendrüsenfeld;
sg, seitliche Gruben;
sh, unpaares Schalenhäutchen;
sha, Schalenhaken;
shz, Schalenhakenzähnchen;
si, Atemsipho;
sl, Statolith;
sp, Sphincter;
sr, Spaltraum zwischen Darm und innerer Herzwand;
st, Statocyste;
sv, Sinus venosus;
sz, Schließzelle;
sza, Seitenzahn;
t, Typhlosolis;
up, unterer Pericardialraum;
ur, Ureter;
us, Umschlagstelle der äußeren in die innere Herzwand;
va, vordere Aorta;
vea, ventrale Wand der v. Aorta;
vg, Visceralganglion;
vh, Vorhof;
vr, vorderer Retractor;
vs, vorderer Adductor;
vst, Vereinigungsstelle der beiderseitigen Nierenbläschen;
w, Wimperfeld;
zf, zipfelförmige Ausläufer der rud. Byssusdrüse.

LEBENSLAUF.

Am 22. September 1888 wurde ich, KARL HERBERS (ev. Konfession, Preuße), als zweiter Sohn des Lehrers KARL HERBERS und seiner Ehefrau ELISABETH, geb. HAGEMANN zu Iserlohn im Reg.-Bez. Arnsberg geboren. Vom sechsten bis zehnten Lebensjahr besuchte ich die Volksschule und trat darauf Ostern 1899 in den gemeinsamen Unterbau des Realgymnasiums und der Realschule meiner Vaterstadt ein. In der Untertertia zur Realabteilung übergegangen, erwarb ich Ostern 1905 die Befähigung zum Einjährig-Freiwilligen Dienst. Ohne Unterbrechung siedelte ich in die Obersekunda der Städt. Oberrealschule zu Bochum über, nachdem meine Eltern schon ein Jahr zuvor nach Langendreer in Westfalen verzogen waren, wo mein Vater das Amt des Rektors an der Lutherschule verwaltet. Nach bestandener Reifeprüfung bezog ich nacheinander die Universitäten Kiel (Ostern 1908 bis Ostern 1909), Freiburg i. Br. (Ostern 1909 bis Ostern 1910), Marburg (seit Ostern 1910), um mich dem Studium der Naturwissenschaften und der Mathematik, mit besonderer Berücksichtigung der biologischen Fächer zu widmen. Seit Herbst 1910 war ich mit der Abfassung der vorliegenden Arbeit beschäftigt. Das Examen Rigorosum bestand ich am 19. Februar 1913.

Meine akademischen Lehrer, derer ich hier dankbar gedenke, waren

in Kiel: BENNECKE, BILTZ, DIETERICI, HARRIES, REINKE

in Freiburg: DEECKE, DENINGER, GUENTHER, HIMSTEDT, KNIEP, LÜROTH, OLTMANNS, WEISMANN

in Marburg: BAUER, BORNHÄUSER, DIELS, FLADE, FEUSSNER, HARMS, HENSEL, JENNER, KAYSER, KORSCHELT, MEYER, NATORP, SCHENK, SCHWANTKE, SCHWARZ, THIEL, ZINCKE.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.